

Vergleichend-morphologische Untersuchungen zur Struktur und Funktion der Beinmuskulatur von Anatidae (Aves)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung
der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
RAINER SCHULIN
aus Neu-Eichenberg (BRD)

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler

Zürich 1981
Zentralstelle der Studentenschaft

1982

Vergleichend-morphologische Untersuchungen zur Struktur und Funktion der Beinmuskulatur von Anatidae (Aves)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung
der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
RAINER SCHULIN
aus Neu-Eichenberg (BRD)

Begutachtet von Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler

Zürich 1981
Zentralstelle der Studentenschaft



Danksagung:

Herrn Prof. Dr. V. Ziswiler gilt mein aufrichtiger Dank für die Betreuung und Förderung dieser Arbeit. Wertvolle Hilfe bei der teilweise schwierigen Beschaffung des Materials wurde mir durch Herrn Dr. H. Berkhoudt (Leiden), Herrn D. Palmer (Townsville) und Herrn H.E. Papke (Aviemore, Glenmore Lodge) zuteil. Für die gekonnte Ausführung der Zeichnungen danke ich Herrn H. Thurnherr. Ihm wie in gleicher Weise Frau M. Muraglia und Frau I. Smid bin ich last not least auch meinen herzlichsten Dank für die tatkräftige Hilfe bei der Korrektur und Reinschrift dieser Arbeit und vor allem ihre moralische Unterstützung schuldig, welche für das Gelingen dieser Arbeit unersetzlich war.

Die vorliegende Arbeit ist Teil eines Forschungsprogrammes von Herrn Prof. Dr. V. Z i s w i l e r, das unterstützt wird vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Inhalt

	Seite
1. Einleitung	1
2. Material und Methoden	3
3. Morphologie der Beinmuskulatur	6
4. Zusammenfassende Betrachtungen zur strukturellen Variabilität	37
5. Funktionelle Interpretation	39
5.1. Voraussetzungen	39
5.2. Lokomotorische Gewohnheiten	41
5.2.1. Laufen	42
5.2.2. Schwimmen	43
5.2.3. Tauchen	44
5.3. Funktionelle Anpassung der Muskulatur	48
5.3.1. Muskeln vom Becken zum Femur	48
5.3.2. Muskeln vom Becken zum Tibiotarsus ...	51
5.3.3. Muskeln vom Femur zum Tibiotarsus	56
5.3.4. Muskeln vom Femur und Tibiotarsus zum Tarsometatarsus	57
5.3.5. Muskeln vom Femur und Tibiotarsus zu den Zehen	61
5.3.6. Muskeln vom Tarsometatarsus zu den Ze- hen	63
6. Taxonomische Diskussion	65
7. Zusammenfassung	69
8. Literatur	70
9. Tabellen und Abbildungen	74

1. Einleitung

Wohl die wichtigste "Motivation" für evolutive Aufsplitterung - zum mindesten innerhalb der Klassen und Ordnungen der Wirbeltiere - ist die Ernährungsspezialisation. Die funktionell-morphologische Analyse der in Zusammenhang mit der Ernährungsspezialisation auftretenden Adaptationen kann damit wichtige Indikatoren zur Rekonstruktion evolutiver Radiationsvorgänge liefern. Neben den "direkten" Adaptationen des Ernährungs- und Verdauungssystems gilt es dabei auch, Folgeadaptationen wie den lokomotorischen Apparat zu untersuchen, an welche je nach Strategie des Nahrungserwerbs spezifische Anforderungen gestellt werden.

Die Beurteilung der adaptiven Bedeutung eines Merkmalkomplexes setzt die Kenntnis seiner funktionellen Möglichkeiten, deren tatsächlichen Gebrauchs (d.h. seiner biologischen Rolle) und seiner Abhängigkeit von den Selektionskräften der Umwelt voraus (BOCK, 1980). Der Selektionswert eines adaptiven Merkmals ist bei Wirbeltieren nur selten einer direkten Untersuchung mit vernünftigem Aufwand zugänglich. Als Ausweg muss im allgemeinen auf die Methode des Vergleichs zurückgegriffen werden, deren Schlüssigkeit zwar nicht im strengen Sinn valid ist, die sich aber als Test adaptationsbezogener Hypothesen oft bewährt hat (HERRING, 1980).

Unter diesen Voraussetzungen ist eine vergleichende Betrachtung der Hinterextremitäten-Muskulatur bei den Anseriformes aus folgenden Ueberlegungen vielversprechend:

- Dank eines breiten Hintergrunds an physiologischen und biomechanischen Informationen und deren teilweise enger Verknüp-

fung mit der geometrischen Struktur ergeben sich bereits mit rein morphologischen Methoden aufschlussreiche Einsichten zur Funktionsweise eines Muskelsystems.

- Die Hinterextremität der Vögel ist vor allem im distalen Bereich von relativ überschaubarer Komplexität und in ihren Bewegungen gut zu erfassen, so dass zuverlässige Rückschlüsse auf die Wirkungsweise der Muskeln auch in breiterem Umfang möglich sind (MILLER, 1937; CRACRAFT, 1971; CLARK & ALEXANDER, 1975).

- Die kosmopolitisch verbreitete Familie der Anatidae ist ökologisch weit diversifiziert und zeigt dabei zahlreiche Beispiele konvergenter Spezialisierung. Trotz ihres hohen stammesgeschichtlichen Alters ist sie dabei ausserordentlich homogen in ihren Baueigentümlichkeiten, was nicht zuletzt in der innerhalb der Vögel einmaligen Häufigkeit von Hybridisierung bis auf Gattungsniveau zum Ausdruck kommt. Angesichts der in der vergleichend-funktionellen Morphologie oft anzutreffenden Schwierigkeit, eine Formenauswahl zu finden, die für die Analyse adaptiver Tendenzen genügend breit und verschiedenartig ist, ohne dass die Zahl der zu kontrollierenden Randfaktoren gleichzeitig ins Uferlose wächst, halten die Anatidae ein geradezu faszinierendes Formenspektrum bereit (LACK, 1974).

Im Unterschied zu den Arbeiten von MILLER (1937) und RAIKOW (1970), welche sich auf einzelne Extremformen konzentrieren, strebt diese Untersuchung einen Vergleich auf breiterer Ebene unter Einbezug einer detaillierten Analyse der Muskelarchitektur und deren Variabilität an.

2. Material und Methoden

Insgesamt wurden 31 Exemplare aus 19 Arten der Familie Anatidae (Ord. Anseriformes) untersucht (Tab.1). Die Fixation erfolgte in 4% Formol. Zur Verarbeitung wurde das Material mindestens 12 h mit fliessendem Leitungswasser gespült und anschliessend in 2% Phenoxetol aufbewahrt, um ein Austrocknen zu verhindern. Alle Beine wurden möglichst einheitlich in einer Beinstellung fixiert, die einer Ruhehaltung im Wasser, bzw. etwa der Phase 3 in Abb.12 entspricht. Wegen der unterschiedlichen Bezugsquellen war dies leider nicht in allen Fällen gleich gut zu garantieren.

Die Sektion erfolgte unter einem Leitz-Stereomikroskop bei schwächster Vergrösserung (2.5x). Die Situsdarstellungen wurden mit Hilfe einer Camera lucida angefertigt. Alle Längenmasse wurden mit einer Schublehre direkt genommen oder mittels eines Stechzirkels abgegriffen. Die osteologische Vermessung wurde auf 1/10 mm, die myologische auf 1/2 mm genau ausgeführt. Die einzelnen Masse ergeben sich aus dem Text, bzw. aus den Tabellen. Um möglichst objektive Vergleichsbedingungen zu schaffen, wurden jeweils mehrere Beine simultan seziiert, wobei die artenmässige Gruppierung in verschiedenen Durchgängen variiert wurde. Zur Bestimmung des Trockengewichts wurden die herauspräparierten Muskeln so gut wie möglich von Nerven, Blutgefässen, Bindegewebe und Fett gesäubert und für mindestens 72 h in einem Trockenschrank bei 105°-110°C getrocknet. In einem Pilotversuch wurde sichergestellt, dass auch die grössten Muskeln stets Gewichtskonstanz erreichten. Die Wägungen wurden mit einer Präzisionswaage (Mettler PC 180) ausgeführt.

Die lokomotorische Charakterisierung stützt sich auf ein breites Spektrum beschreibender und vergleichender Literatur, Photographien, persönliche Mitteilungen von Ornithologen, sowie eigene Beobachtungen an Gefangenschafts- und Wildtieren. Die Analyse der Muskelkinematik wurde an separatem Frischmaterial, wie auch an Skelettpräparaten mit intaktem Bandapparat ausgeführt.

Tab.1: Untersuchungsmaterial (W = Wildfang, V = aus Volierenhaltung)

Syst. Stellung (n. JOHNSGARD, 1978)	Art	Zahl/Geschlecht/Alter/Herkunft der untersuchten Exemplare
Familie Anatidae		
Unterfamilie Anseranatinae	Anseranas	semipalmata 1 ♂ ad. W (Australien)
Unterfamilie Anserinae		
Tribus Anserini	Cygnus	olor 2 ♀ ad. W 2 ♂ ad. W
	Branta	leucopsis 1 ♂ ad. V
Tribus Dendrocygnini	Dendrocygna	arcuata 1 ♂ ad. W (Australien)
		autumnalis 1 ♂ ad. V
		bicolor 1 ♀ ad. V
Unterfamilie Anatinae		
Tribus Cairini	Nettapus	pulchellus 1 ♂ ad. W (Australien)
	Aix	galericulata 1 ♀ juv. V
Tribus Tadornini	Tadorna	ferruginea 1 ♂ ad. V
Tribus Anatini	Anas	platyrhynchos 2 ♀ ad. W 1 ♂ ad. W 1 ♂ ad. W 1 ♀ ad. V
		supercilliosa 1 ♀ ad. W (Australien)
Tribus Aythini	Aythya	fuligula 5 ♀ ad. W 2 ♂ ad. W 1 ♀ ad. W 1 ♂ ad. W
		ferina
Tribus Mergini	Bucephala	clangula 2 ♂ ad. W
	Mergus	albellus 1 ♂ ad. W
		merganser 1 ♂ juv. W (Schottland)
	Somateria	mollissima 1 ♂ ad. W (Schottland)

3. Morphologie der Beinmuskulatur

In früheren Untersuchungen zur Anatomie der Beinmuskulatur bei Vögeln wurde die Faserstruktur im allgemeinen vernachlässigt. Die eingehende Beschreibung von CRACRAFT (1971) bei *Columba livia* ist die einzige Ausnahme in dieser Hinsicht.

Im folgenden soll die Faserstruktur nicht nur beschrieben, sondern auch in ihrer inter- und intraspezifischen Variabilität erfasst werden.

Als Vergleichsbasis wurde *Anas platyrhynchos* gewählt, welche sowohl in taxonomischer, als auch in funktioneller Hinsicht eine intermediäre Stellung im untersuchten Formenspektrum einnimmt. Zugleich wird dadurch der Vergleich mit den Arbeiten von RUCK (1949) und RAIKOW (1970) erleichtert. Die übrigen Formen wurden nur soweit erwähnt, als Abweichungen von den Verhältnissen bei *A. platyrhynchos* gefunden wurden.

Bezüglich der anatomischen Terminologie halte ich mich an BAUMEL (1979). Für die Muskeln wurde ergänzend auf die Terminologie von HUDSON (1937) zurückgegriffen. Damit im weiteren keine umständlichen Wiederholungen nötig werden, werden in Anlehnung an CRACRAFT (1971) folgende Aponeurosen, die jeweils mit mehreren Muskeln verknüpft sind, separat beschrieben:

Aponeurosis poplitealis

Die Poplitealaponeurose entspringt am medialen Rand der Fossa poplitea des distalen Femurs und ist anterior mit der Kniegelenkkapsel und der anterioren Ursprungsaponeurose des M.fl.hall. longus verbunden. Sie bildet den Ursprung der medialen Köpfe der Mm.fl.perf.dig. II, III et IV und der posteromedialen Portion des M.fl.hall.longus. Entsprechend der Lage dieser Muskeln

gliedert sie sich distal in unabhängige Lappen auf. Eine dreifache Flügelung ihres Querschnitts im Verzweigungsbereich ergibt sich dabei gleichermaßen als "Negativabdruck" der hier zusammentreffenden Muskelköpfe. Vergleich: Bei *A.semipalmata* verschmolz sie distal mit der Aponeurosis femorofibularis und entsprach in dieser Hinsicht den Verhältnissen bei *Columba livia* (CRACRAFT, 1971).

Aponeurosis femorofibularis

Die Aponeurosis femorofibularis entspricht den Aponeurosen 2 und 5 von CRACRAFT (1971), welche bei den Anatiden ununterscheidbar miteinander verwachsen sind. Diese entspringt proximal vom Ligamentum collaterale fibulare auf der lateralen Seite des distalen Femurs, sowie weiter distal vom anterolateralen Rand der proximalen Fibula. Dazwischen ist sie auch mit dem *Meniscus* lateralis verbunden und bildet einen Teil der Kniegelenkkapsel. Weiter distal verschmilzt sie mit dem kreuzenden fibularen Band der Ansa m.biceps femoris, welches wiederum am anterolateralen Rand des Collum fibulae befestigt ist. Unmittelbar darauf gliedert sie ein ligamentartiges anteromediales Band ab. Dieses vereinigt sich mit der Sehne des *M.ambiens* und bildet gemeinsam mit dieser den Ursprung der lateralen Köpfe der *Mm.fl.perf.dig. II, III et IV*. Dieser distomediale Teil der Aponeurose zieht medial an der Biceps-femoris-Sehne vorbei. Der übrige, von der Sehne des *M.ambiens* unabhängige Teil der Aponeurose dient auf seiner gesamten Länge dem Ursprung des *M.fl.p. et p.dig. II* und des *M.fl.p. et p.dig. III*. Proximal werden diese durch einen lateralen Längsflügel voneinander abgegrenzt, welcher distal vom fibularen Ast der Ansa m.biceps femoris allmählich verschwindet, nachdem der erwähnte anteromediale Ast ab-

gegliedert wurde. Anschliessend setzt sich dieser laterale Teil auf jedem der beiden Muskeln in einem eigenen Lappen fort. Beide kreuzen die Sehne des M.biceps femoris auf deren lateraler Seite. Vergleich: Bei *A.semipalmata* ging der Teillappen des M.fl.p. et p.dig. III distal, nachdem er lateral an der Sehne des M.biceps femoris vorbeigezogen war, in den Ambiens-Teil über und beteiligte sich am Ursprung der lateralen Köpfe des Flexor-perforatus-Komplexes. Proximal wurde das Ligamentum collaterale fibulare nicht überdeckt, war aber mit der Aponeurosis femorofibularis fest verbunden, d.h. in diese eingegliedert. Ein proximaler Längsflügel war praktisch nicht vorhanden.

Aponeurosis cnemialis lateralis

Diese Aponeurose entspringt von der Crista cnemialis lateralis und divergiert distal stark. Sie ist am proximalen Ursprung des M.tib.ant., M.per.long., M.fl.p. et p.dig. II und M.fl.p. et p.dig. III beteiligt. Distal geht sie in die Aponeurosis fibularis distalis und die Aponeurosis cnemialis medialis über und verliert sich schliesslich in der Vagina fibrosa über den Sehnen des M.tib.ant. und M.ext.dig.longus.

Aponeurosis cnemialis medialis

Diese Aponeurose ist zwischen der distalen Kante der Crista cnemialis medialis und dem anteromedialen Rand des Tibiaschaftes ausgespannt. An ihrem freien ventralen Rand geht sie in die Ursprungsaponeurose des M.per.long. über, weiter distal in die oben bereits erwähnte Vagina fibrosa über den Extensor-Sehnen. Ausserdem ist sie am Ursprung des M.tib.ant. und des M.ext.dig.long. beteiligt, sowie an dem des M.gas.p.int.. Der Zugrichtung ihrer kollagenen Fasern nach liegt eine ihrer wich-

tigsten Funktionen auch in der Zugverspannung des Tibiotarsus.

Aponeurosis fibularis distalis

Die Aponeurosis fibularis distalis entspringt auf breiter Front von der posterolateralen Kante der Fibula, distal von der Insertion des M.biceps femoris. Posterolateral entspringen von ihr Portionen des M.fl.p. et p.dig. III und des M.per.long., anteromedial eine Partie des M.per.brev.. Distal und anterior geht sie fliessend in die Aponeurosis cnemialis lateralis über.

Membrana hypotarsi

Die Membrana hypotarsi geht proximal aus den distalen Kanten des Hypotarsus und aus der Achilles-Sehne hervor. Distal vom Hypotarsus ist sie an den beiden plantaren Seitenkanten des Tarsometatarsus-Schaftes, sowie am proximalen Ende des Os metatarsale I befestigt und bildet bis etwa zur Höhe des Hallux eine schützende kollagene Scheide über dem Sehnenkomplex der langen Zehenbeuger. Durch ihre Verbindung mit der Achilles-Sehne wird der Zug des M.gastrocnemius auch auf den distalen Tarsometatarsus verteilt.

M.sartorius (SRT, Abb.1,8)

Der M.sartorius bildet die Vorderkante der Hüftmuskulatur. Er entspringt vom vorderem Drittel der dorsolateralen Kante des präacetabulären Iliums. Die äusseren Fasern gehen von einer kurzen lateralen Aponeurose aus. Der anterior fleischige Ursprung der tieferen Fasern verschmälert sich nach caudal zusehends und geht in eine ebenfalls sehr kurze mediale Aponeurose über. Beide Aponeurosen verschmelzen am caudoproximalen Rand und setzen sich in der Aponeurose des M.iliotibialis fort. Die Fasern bilden ein flaches, leicht in sich verdrilltes Band, welches am Hinterrand schwer vom M.iliotibialis zu trennen ist. Die Insertion erfolgt sowohl fleischig, als auch über eine kurze posterolaterale Aponeurose auf der dorsomedialen Seite der Patella. Einige mediale Randfasern sind auch über einen höchstens 2mm langen aponeurotischen Saum direkt mit der Crista cnemialis verbunden.

Vergleich:

Der M.sartorius war überaus einheitlich ausgebildet. Bei B. clangula, M.merganser und ganz wenig auch bei A.fuligula reichte der Ursprung bis auf den Neuralfortsatz des letzten freien Thorakalwirbels. Bei M.merganser und A.galericulata war medial kein aponeurotischer Ursprung vorhanden. Bei B.clangula war der fleischige Ursprung sehr stark reduziert. Bei D.autumnalis, D.aruata, B.leucopsis und in geringem Ausmass bei C.olor wurde der caudale Teil des Ursprungs von M.iliotib. leicht überdeckt.

M.iliotibialis (IT, Abb.1)

Der M.iliotibialis bedeckt als breites, trapezförmiges Band die gesamte mittlere Hüftmuskulatur zwischen dem M.sartorius und dem M.semitendinosus. Mit Ausnahme einer kräftigen, kurz-faserigen Portion ventral des Antitrochanters ist er dünn und membranartig. Der Ursprung vom dorsalen Rand des Iliums ist fast ausschliesslich aponeurotisch; nur am caudalen, vom M.semitendinosus verdeckten Ende ist er auch fleischig. Die im Umriss etwa dreieckige Ursprungsaponeurose ist proximal frei von Muskelfasern. Cranial geht sie in die Ursprungsaponeurose des M.sartorius über. Postacetabulär ist sie mit der Ursprungsaponeurose des M.biceps femoris verwachsen. Der distale Teil der Aponeurose liegt überwiegend auf der lateralen Seite des Muskels, nur am cranialen Ende wechselt er als schmaler Saum auf die mediale Seite. Die Muskelfasern konvergieren fächerförmig auf die mediale Insertionsaponeurose. Bis auf einen kurzen proximalen Abschnitt ist diese vollständig mit derjenigen des M.femoritibialis externus verschmolzen. Zusammen bilden sie das Lig.patellae.

Vergleich:

Nach GADOW und SELENKA (1891) setzt sich dieser Muskel aus drei ursprünglich verschiedenen Teilen zusammen. Eine Gliederung war hier nur noch anhand des Faserverlaufs zwischen der mittleren und der caudalen (= postacetabulären) Portion erkennbar, beson-

ders deutlich bei *A.ferina*, *A.semipalmata* und *Anas*. Unterschiede ergaben sich vor allem aus der Variabilität dieser langfaserigen, caudalen Portion. Bei *D.autumnalis* und *D.arcuata* war sie am kräftigsten ausgeprägt; der fleischige caudale Ursprung war verstärkt durch die caudal verlängerte und sich dabei wieder verbreiternde Ursprungsaponeurose. Auf der anderen Seite fehlte der postacetabuläre Abschnitt bei *C.olor*, *M.merganser* und *B.leucopsis* dagegen vollständig.

Die übrigen Formen gruppierten sich im Sinne einer fortschreitenden Reduktion zwischen diesen zwei Extremen.

Bei *T.ferruginea*, *A.galericulata*, allen *Anas*-Arten und *D.bicolor* entsprang der caudal verdeckte Abschnitt wie bei *A.platyrrhynchos* ausschliesslich fleischig. Bei *A.semipalmata* und zwei Exemplaren von *A.fuligula* entsprangen nur wenige Fasern fleischig, bei den anderen Exemplaren von *A.fuligula* reichte der nur noch aponeurotische Ursprung nicht mehr oder nur äusserst knapp caudal über den *M.biceps femoris* hinaus, desgleichen bei *A.ferina*, *M.albellus*, *N.pulchellus*, *S.mollissima* und *B.clangula*. Bei *B.clangula* und einem Bein von *S.mollissima* lag das caudale Drittel des *M.biceps femoris* frei.

Die Reduktion der caudalen Portion war bei *B.leucopsis* mit einer Verstärkung des mittleren verbunden. Am caudalen Rand derselben war die Ursprungsaponeurose nach craniomedial umgeschlagen und zog sich ein kurzes Stück in den Muskeln hinein. Bei den Mergini lag die Ursprungsaponeurose vollständig auf der lateralen Seite des Muskels.

M.gluteus medius et minimus (GMM, Abb.2)

Dieser kleine dreieckige Muskel liegt auf der dorsolateralen Seite des Hüftgelenks. Der Ursprung ist überwiegend fleischig von der *Crista iliaca* über dem *Acetabulum*. Caudal wird er ein wenig vom *M.biceps femoris* verdeckt. Einige oberflächliche (= dorsolaterale) Fasern entspringen auch über eine sehr kurze Aponeurose, deren Ausdehnung stark variieren kann. Die kurzen Fasern des einfach gefiederten Muskels inserieren auf einer medialen Insertionsaponeurose, die sich nach distal stetig verjüngt und fliessend in die relativ lange flache Sehne übergeht. Diese setzt auf der lateralen Seite des Trochanters an, unmittelbar distal zur Insertion des *M.ischiofemoralis*.

Vergleich:

Bei den Aythini, Mergini und *Cygnus olor* war der Ursprung relativ um etwa ein Drittel schmaler als bei *A.platyrrhynchos*. Ausser bei den grossen Formen *M.merganser* und *C.olor*, war kein aponeurotischer Ursprung auffindbar. Letzteres gilt auch für *N.pulchellus* und *A.galericulata*. Bei *B.leucopsis* war die Ursprungsaponeurose cranial hingegen zu einer langen Spitze ausgezogen und die Fiederstruktur entsprechend deutlich ausgeprägt. Bei *A.semipalmata* ging die Ursprungsaponeurose cranial breit in diejenige des *M.iliotrochantericus posterior* über. Die Insertionsaponeurose zog sich bei *A.ferina* und teilweise bei *A.fuligula* um den posterioren Rand auf die laterale Seite herum. Bei den meisten *A.fuligula* lag sie ausschliesslich auf der lateralen Seite und erstreckte sich dabei über die ganze Muskelbreite. Bei *M.merganser*, *M.albellus*, *S.mollissima*, *Dendrocygna*, *C.olor* und - beschränkt auf den cranialen Rand - auch

bei *B.leucopsis* drang sie proximal etwas in die Tiefe des Muskels ein. Bei einem Exemplar von *B.clangula* war die Sehne über ein ligamentartiges Band rückwärtig am Antitrochanter verankert. Das untersuchte Exemplar von *A.clypeata* wies in der entsprechenden Position beidseitig sogar eine kleine zusätzliche Muskelportion mit doppelter Fiederung auf. Der Ursprung dieses "Sesammuskels" erfolgte über eine feine Sehne von der dorsalen Seite des Antitrochanters. Die craniale Fiederportion setzte an der Sehne des Hauptmuskels an, die caudale inserierte direkt fleischig.

M.iliotrochantericus posterior (ITP, Abb.2)

Der doppelt gefiederte *M.iliotrochantericus posterior* füllt nahezu die gesamte Fossa iliaca dorsalis aus. Der Ursprung der medialen Fiederhälfte ist fleischig bis auf einige ventromediale Fasern, die von der angrenzenden Ursprungsaponeurose des *M.iliotrochantericus anterior et medius* ausgehen. Die laterale Fiederhälfte entspringt über eine ausgedehnte laterale Ursprungsaponeurose vom dorsalen und cranialen Rand der Fossa iliaca dorsalis. Ventral ist diese mit der erwähnten Aponeurose des *M.iliotrochantericus anterior* verbunden. Die in der Tiefe gelegene, breite Insertionsaponeurose bildet eine kurze, breite Sehne, die an der Crista trochanteris befestigt ist und dorsal in die Gelenkkapsel übergeht.

Vergleich:

Bei den Dendrocygnini war der ventrale, mit dem *M.iliotrochantericus anterior et medius* gemeinsame aponeurotische Ursprung besonders ausgeprägt. Bei *C.olor* waren die Sehnen dieser beiden Muskeln seitlich miteinander verwachsen. Bei *A.ferina*, *B.clangula* und *M.merganser* wurde kein Ursprung vom *M.iliotrochantericus anterior et medius* gefunden, bei *A.fuligula* nur gelegentlich. Bei *M.merganser* war der *M.iliotrochantericus posterior* wegen des breit entwickelten *M.iliotrochantericus anterior et medius* um etwa ein Drittel schmaler. Die Ausdehnung der lateralen Ursprungsaponeurose war sehr unterschiedlich je nach Länge und Ausrichtung der Fasern.

M.iliotrochantericus anterior et medius (ITAM, Abb.2,3,8,9)

Dieser Muskel schliesst sich ventral an den *M.iliotrochantericus posterior* an. Sein Ursprung wird durch den Nervus coxalis cranialis in zwei Gebiete unterteilt. Im grösseren cranialen Abschnitt ist er kaum fleischig; grösstenteils erfolgt er über eine ausgedehnte dorsolaterale Aponeurose, welche an ihrem lateroventralen Rand mit derjenigen des *M.iliotrochantericus posterior* verbunden ist (s.o.). Caudal entspringen nur wenige dorsale Fasern aponeurotisch, die meisten dagegen fleischig vom ventralen Rand des präacetabulären Iliums. Die Fasern konvergieren fächerförmig und setzen auf einer breiten Insertionsaponeurose an. Die Struktur dieses Ansatzes bewirkt auch distal eine Untergliederung dieses Muskels. Diese stimmt allerdings höchstens ungefähr mit derjenigen des Ursprungs überein. Cranial liegt die Insertionsaponeurose auf der

medialen Muskelseite. Im mittleren Abschnitt spreizt sich ihr proximaler Saum in zwei Teillamellen auf, deren eine in die Tiefe des Muskels versenkt ist, so dass hier eine schmale Randfaserportion mehrfiedrig ansetzt. Im caudalen Viertel zieht sich die oberflächliche Lamelle zurück. Da zugleich die laterale Fiederpartie langsam verschwindet, wobei die mediale entsprechend zunimmt, tritt das caudale Ende der Aponeurose schliesslich auf der lateralen Muskeloberfläche hervor. Ueber ein kurzes Sehnenband setzt der Muskel - unmittelbar distal vom M.iliotrochantericus posterior - ebenfalls auf der Crista trochanteris an.

Vergleich:

Dieser Muskel variierte vor allem in seiner Faserstruktur. Dabei liess sich eine kontinuierliche Reihe im Sinne einer zunehmenden Verschmelzung der beiden Portionen aufstellen, an deren Ende ein einheitlicher Muskel mit einer einfachen einfiedrigen Faserstruktur stand, wie er vor allem bei den läuferisch adaptierten Formen gefunden wurde. Fast das ganze Variabilitätsspektrum dieser Reihe wurde aber auch bereits durch die innerartliche Variabilität bei *A.fuligula* abgedeckt. Die beschriebene Faserstruktur und ihre Variabilität bestätigen die Auffassung von MILLER (1937), RUCK (1949) und RAIKOW (1971), das die caudale Portion dieses Muskels dem ursprünglich eigenständigen M.iliotrochantericus medius entspricht.

M.iliacus (ILC, Abb.9)

Der kleine M.iliacus liegt parallel zur Vena ischiadica am cranioventralen Rand des Hüftgelenks. Er entspringt von einem leichten Vorsprung am ventralen Rand des präacetabulären Iliums, unmittelbar caudalventral vom Ursprung des M.iliotrochantericus anterior et medius und inseriert auf der medialen Seite des proximalen Femurschaftes. Sowohl Ursprung, als auch Insertion sind fleischig.

Vergleich:

Keine wesentlichen Unterschiede.

M.biceps femoris (BF, Abb.1,2)

Der Ursprung des M.biceps femoris erfolgt von der cranialen Hälfte des dorsolateralen postacetabulären Iliums. Am caudalen Ende ist er überwiegend fleischig; nach cranial zu verlagert er sich zunehmend auf eine kurze, breite Aponeurose. Am cranialen Ende ist er über etwa ein Fünftel der Muskelbreite ausschliesslich aponeurotisch. Die craniomedialen Fasern gehen von einem schmalen, medialen Nebenzweig dieser Aponeurose aus. Die Ursprungsaponeurose ist v.a. cranioproximal mit der Ursprungsaponeurose des M.iliotibialis verwachsen, so dass sich der Ursprung cranial nicht klar begrenzen lässt. Mindestens der caudale Rand des M.gluteus medius et minimus wird jedoch auch von den Muskelfasern noch leicht überdeckt. Die langen Fasern des M.biceps femoris ziehen leicht gefächert auf eine breite Insertionsaponeurose, die sich am craniodistalen Ende zu einer kräftigen, runden Sehne verengt. Diese verläuft

durch eine dreiarmlige Sehnenschleife und inseriert auf dem posterioren Tuberculum m.biceps fem. des mittleren Fibulaschaftes. Distal bedeckt die Insertionsaponeurose die laterale Seite des Muskels. Proximal ist sie in seine Tiefe versenkt; nur eine kurze, schmale Seitenlamelle bleibt an der Oberfläche. Am caudodistalen Rand zieht sie sich ein wenig auf die mediale Seite herum. Caudal führt ein kollagener Strang zur medialen Ursprungsaponeurose des M.gas.p.externa. Diese Verbindung eignet sich allerdings kaum zur Kraftübertragung, sondern dient eher dem Schutz der sie begleitenden Nerven und Blutgefäße gegen Ueberdehnung.

Vergleich:

Die Insertionsaponeurose besass bei einigen Formen craniodistal - kurz vor dem Uebergang in die Sehne - auch noch einen Längsflügel, der bis auf die mediale Seite des Muskels reichen konnte. Eine solche Vergrößerung der Insertionsfläche verhielt sich stets komplementär zur Ausdehnung des craniomedialen Seitenzweigs der Ursprungsaponeurose.

M.semitendinosus (ST, Abb.1,8)

Dieser nahezu parallelfaserige, kräftige Muskel bildet den caudalen Abschluss der Hüftmuskulatur. Sein Ursprung reicht bis zum Processus transversus des zweiten freien Schwanzwirbels. Er ist überwiegend fleischig von der Lamina ischiadica des caudalen Iliums und von der Spitze des Processus transversus des ersten freien Schwanzwirbels. Die lateralen Randfasern entspringen über eine kurze Aponeurose von der Crista iliaca dorsolateralis und von den erwähnten Processi transversi. Caudomedial erstreckt sich der Ursprung auf die Membrana iliocaudalis. Am caudalen Ende ist er leicht mit dem M.lat.caud. verwachsen, von welchem er auch etwas verdeckt wird. Die langen, nahezu parallel verlaufenden Fasern enden auf einer kurzen, lateralen Insertionsaponeurose, die über ein kurzes, breites Sehnenband unmittelbar distal vom Lig.collaterale auf der medialen Seite des proximalen Tibiotarsus ansetzt. Der craniale Teil der Sehne ist mit der Insertion des M.semimembranosus verschmolzen.

Vergleich:

Bei Aythini und Mergini war der Ursprung caudal verlängert und war auch vom 2. freien Schwanzwirbel teilweise fleischig, bei M.merganser reichte er aponeurotisch bis zum 3. freien Schwanzwirbel.

Bei B.leucopsis war die Insertionsaponeurose mit einer gut ausgeprägten, in die Tiefe reichenden Längslamelle versehen. Stark unterschiedliche Verhältnisse lagen bei A.semipalmata vor. Der Muskel hatte hier keinen direkten Kontakt mit den Schwanzwirbeln und reichte nur wenig auf die Membrana iliocaudalis. Zudem war er so schmal, dass der tiefer gelegene M.semimembranosus von lateral sichtbar war und caudal den Abschluss der Hüftmuskeln bildete. Die Insertionsaponeurose trat lateral kaum hervor und bestand nur aus einer schmalen, quer zur Faserichtung stehenden Raphe, welche caudal direkt in die Insertionsaponeurose des M.gastrocnemius p.media überging. Caudodistal verband sie sich wie bei den anderen Formen mit der Insertionsaponeurose des M.semimembranosus zur gemeinsamen tibialen Sehne.

Auf der craniodistalen Seite der Raphe setzte sich der Muskel parallelfaserig fort und inserierte grösstenteils fleischig auf dem proximalen Rand der Fossa poplitea. Einige laterale Fasern inserierten auf der Aponeurosis poplitealis, einige medial auf einem proximal überstehenden Teil der Ursprungsaponeurose des M.gas.p.media. Eine Abgrenzung dieser beiden Muskeln voneinander war hier nur anhand eines kurzen Aponeurosenflügels möglich, der sich zwischen sie einschob. Dieser distale Teil des M.semitendinosus entsprach seiner Lage nach der Beschreibung des M.semitendinosus accessorius von HUDSON (1937) und GEORGE & BERGER (1966).

M.piriformis pars iliofemoralis (PIF, Abb.2,3)

Der Ursprung ist fleischig von der caudalen Hälfte des ventralen Iliums und des Ischiums und liegt zwischen M.semitendinosus und M.semimembranosus. Caudal erstreckt er sich auf die Membrana iliocaudalis. Der Muskel gliedert sich in zwei grosse Faserportionen, die ohne scharfe Grenzen ineinander übergehen. Der dorsocraniale Teil inseriert über eine kurze, breite laterale Aponeurose auf der Linea intermuscularis caudalis des Femurs. Einige dorsale Fasern haben auch eine fleischige Insertion neben dem M.iliiacus. Der ventrocaudale Teil setzt sich beidseitig auf der bandförmigen Sehne der pars caudofemoralis an, so dass von ihr nur ein schmaler ventraler Streifen auf der lateralen Seite frei bleibt. Unmittelbar vor ihrer Insertion am Femur verschmelzen die beiden Aponeurosen miteinander.

Vergleich:

Der M.piriformis p.iliofemoralis zeigte eine beträchtliche Variabilität, die vor allem in der Ausdehnung und Gestalt der Insertionsaponeurosen, im Ausmass ihrer Verschmelzung, in der Ausdehnung des Ursprungs, sowie kleineren Details zum Ausdruck kam (Abb.5). Bei vielen Arten war der Ursprung cranial durch eine mediale Aponeurose erweitert; bei einzelnen Exemplaren von A.fuligula und bei S.mollissima wurde eine geringe Verwachsung mit dem darunterliegenden M.ischiofemoralis festgestellt. Bei Dendrocygna drang der Ursprung dorsocranial zwischen M.biceps femoris und M.ischiofemoralis so weit vor, dass die dorso-lateralen Fasern des N.ischiadicus, bzw. die begleitenden Gefässe berührten, wobei sie durch ein kurzes kollagenes Zwischenstück vor Reibung geschützt wurden. Bei A.semipalmata war dieser Muskel ausserordentlich schwach entwickelt.

Die intraspezifische Variabilität dieses Muskels war gering und stand meist im Zusammenhang mit der individuellen Mächtigkeit des Muskels. Bei N.pulchellus war die Insertionsaponeurose links etwa dreimal so lang (7mm) wie rechts (2mm).

M.piriformis pars caudofemoralis (PCF, Abb.2,3)

Gemäss Konvention wird das caudale Ende dieses Muskels als Ursprung betrachtet, obwohl er funktionell eher als Schwanzmuskel behandelt wird (RAIKOW, 1970; CRACRAFT, 1971). Der rein aponeurotische Ursprung erfolgt in diesem Sinn von der Ventralseite des Pygostyls und ist mit der Insertionsaponeurose des M.lateralis coccygis verwoben. Sie bildet eine sehr kurze Tasche (2-3mm)

für die wenigen, aber sehr langen Faserbündel des schmalen bandförmigen Muskels. Bis zu seinem Eintritt in die Hüftmuskulatur zwischen *M.semitendinosus* und *M.semimembranosus* verbreitert er sich zunächst leicht, um dann wieder sehr schmal zuzulaufen. Die kurze laterale Insertionsaponeurose geht in ein schmales Sehnenband über, das am ventralen Rand der *pars iliofemoralis* in der Mitte des Femurs auf der *Linea intermuscularis caudalis* inseriert.

Vergleich:

Bei den *Dendrocygnini* erstreckte sich der Ursprung auch auf die Basis des letzten und vorletzten freien Schwanzwirbels.

M.ischiofemoralis (IF, Abb.3,7)

Der *M.ischiofemoralis* entspringt fleischig von der cranialen Hälfte des Ischiums, der *Membrana ilioischiadica* und vom angrenzenden ventralen Rand des *postacetabulären Iliums*. *Cranioventral* haben auch einige mediale Fasern einen sehr kurzen *aponeurotischen* Ursprung. Am ventralen Rand ist der Muskel leicht mit dem *M.add.long. et brev.* verwachsen. Die kurzen Fasern des einfach gefiederten Muskels laufen fächerförmig zusammen und enden auf einer ausgedehnten lateralen Insertionsaponeurose, welche über eine kurze breite Sehne auf der lateralen Seite des Trochanters gegenüber den *Mm. iliотrochanterici* ansetzt.

Vergleich:

Entsprechend der grösseren Faserlänge (Tab.5) war dieser Muskel bei den *Aythini* und *Mergini* im Verhältnis zu den *Anatini* um etwa ein Drittel länger. Bei *S.mollissima* und einigen *A.fuligula* entsprangen einige caudale Randfasern von der medialen Seite der Ursprungsaponeurose des *M.piriformes pars iliofemoralis*. Auch der schmale Ursprung vom proximalateralen Rand des *M.adductor longus et brevis* war *intraspezifisch* variabel.

Bei einigen Formen war der Ursprung nach cranial erweitert. Bei *M.merganser* und *A.semipalmata* beschränkte sich diese Erweiterung auf eine Verlängerung des erwähnten *ventrocranialen* *aponeurotischen* Ursprungs bis an den caudalen Rand des *Foramen obturatum*, wobei die Aponeurose zu beiden Seiten des Nervus *obturatorius*, der auf diese Weise eingehüllt wurde, an der knöchernen Unterlage befestigt war.

Bei *B.leucopsis* und *C.olor* war darüberhinaus eine zusätzliche Faserportion vorhanden, die von der anderen (= *craniomedialen*) Seite der Aponeurose entsprang. Bei *C.olor* drang diese Portion auf dem ventralen Rand des *Foramen obturatum* bis dicht an den *M.obturator externus* vor. Da der Ursprung dieser Portion cranial wieder fleischig wurde, war sie nur mit grosser Sorgfalt von letzterem zu trennen. Bei der Insertion war die Gliederung eindeutig, da die Insertionsaponeurose des *M.ischiofemoralis* am ventralen Rand weit nach *dorsomedial* umgeschlagen war und so eine klare Grenze bildete. Diese Verhältnisse wurden bei allen 4 untersuchten Exemplaren von *C.olor* festgestellt. Ob sie jedoch für alle *Cygnus*-Arten charakteristisch sind ist noch fraglich, da RUCK (1949) für *C.columbianus* keinen Hinweis darauf gibt.

M.obturator internus (OBTI, Abb.8,9)

Der M.obturator internus liegt auf der Viszeralseite des Ischiums und der Membrana ischiopubica. Der fleischige Ursprung erfolgt kaum von letzterer, sondern praktisch ausschliesslich vom angrenzenden dorsalen Pubisrand, sowie vom Ischium. Caudal reicht er bis an den Rand des Ischiums. Die relativ kurzen Fasern setzen doppelfiedrig auf einer langen, schmalen, im Querschnitt von dorsomedial nach ventrolateral geneigten Insertionsaponeurose an. Die ventralen Fasern besetzen ihre ventromediale, die dorsalen vor allem ihre laterale, teilweise aber auch ihre dorsomediale Seite. Proximal, wo ventrale und dorsale Fiederpartien direkt aneinanderstossen, ist eine schmale mediale Längsrippe der Aponeurose zwischen sie eingeschoben. Die kräftige, kompakte Sehne zieht durch das Foramen obturatum nach aussen und inseriert auf dem äussersten dorsolateralen Ende des Trochanter. Einige ventrocraniale Fasern begleiten sie durch das Foramen und setzen erst in Höhe des Antitrochanter auf ihr an.

Vergleich:

Bei allen Anserinae, sowie bei A.semipalmata und M.merganser war der Ursprung caudal verbreitert. Parallel dazu wurde ein Teil der Insertionsaponeurose medial frei sichtbar. Bei B.leucopsis und B.clangula inserierten einige craniale Faserbündel ventralseits der Hauptsehne auf die sehr kurze dorsale Aponeurose des M.obturator externus.

M.obturator externus (OBTE)

Der Ursprung des M.obt.ext. ist fleischig und erstreckt sich auf dem dorsalen Rand des Pubis vom Acetabulum bis zur Mitte des Foramen obturatum. Die Insertion ist ebenfalls fleischig und erfolgt auf der Impressio obturatoriae in der äussersten proximolateralen Ecke der caudalen Femurseite.

Vergleich:

Bei M.merganser, C.olor und A.semipalmata dehnte sich der Ursprung auch über den gesamten cranialen und dorsalen Rand des Foramen obturatum aus. Bei C.olor inserierte diese zusätzliche dorsale Portion unabhängig von der ventralen auf der dorso-medialen Seite der Sehne des M.obt.int.. Bei A.semipalmata war auch ein medialer Teil der ventralen Portion über eine gemeinsame mittlere Insertionsaponeurose mit der dorsalen Portion verbunden, welche wiederum an der Sehne des M.obturator internus befestigt war. Nur die laterale Hälfte der ventralen Portion zeigte den üblichen Faserverlauf. Bei M.merganser inserierten ventrale und dorsale Portion gemeinsam auf der Impressio obturatoriae.

Die vielfältigen Uebergänge zwischen den beiden Obturator-Muskeln (s.o.) belegen eine enge funktionelle und morphogenetische Beziehung. Die hier vollzogene Abgrenzung auf Grund des Ursprungs folgt praktischen Ueberlegungen und ist im Detail nicht als Versuch einer Homologisierung zu werten.

M.semimembranosus (SM, Abb.3,8,9)

Der flache, bandförmige M.semimembranosus verläuft parallel zum M.semitendinosus an dessen craniomedialer Seite. Nur proximal ist er von diesem durch den M.piriformis getrennt. Der Ursprung erfolgt überwiegend fleischig vom ventrolateralen Rand des mittleren Ischiums. Cranial reicht er ein wenig auf die Ursprungsaponeurose des M.adductor longus et brevis herauf. Die kurze, laterale Insertionsaponeurose ist nahezu auf ihrer gesamten Breite mit der breiten Sehne des M.semitendinosus verwachsen, nur am vorderen Rand steht sie leicht über. Die gemeinsame, kurze Sehne inseriert auf der medialen Seite des proximalen Tibiotarsus.

Vergleich:

Bei C.olor war der Ursprung weit nach caudal verlängert, wo er in eine weite dünne Faszie auslief, die ventrocaudal in die Membrana ischiopubica überging. Bei A.galericulata, B.clangula, M.albellus und M.merganser war der Ursprung ausserordentlich schmal und nicht mit der Aponeurose des M.add.longus et brevis verwachsen. Bei Dendrocygna war der gesamte Ursprung relativ zum caudalen Beckenrand hin verschoben. Die craniale Hälfte des Ursprungs erfolgte vollständig über die Aponeurose des M.adductor longus et brevis. Bei A.semipalmata war dieser Muskel so kräftig entwickelt, dass er den M.semitendinosus caudal überragte. Abgesehen von wenigen Fasern, an der Grenze zum M.ischiofemoralis war der Ursprung vollständig fleischig. Caudal reichte er nicht nur bis an den Rand des Ischiums, sondern auch noch weit auf die Pubisspangen. Die Insertionsaponeurose gliederte sich in ein kurzes laterales und ein ausgeprägtes mediales Blatt. Die einheitliche Sehne inseriert in üblicher Weise auf dem Tibiotarsus. Daneben war sie über die Raphe des M.semitendinosus aber auch mit dem M.gastrocnemius medius und dem M.semitendinosus accessorius verbunden.

M.adductor longus et brevis (ADD, Abb.3,6-9)

Der Ursprung dieses Muskelkomplexes ist fast ausschliesslich aponeurotisch. Die mediale Ursprungsaponeurose geht in fester Verbindung mit der Membrana ischiopubica vom ventralen Ischium-Rand aus. Caudal läuft sie in eine Faszie über dem Pubis aus. Cranial reicht sie bis an das Foramen obturatum. Durch eine mittlere Einbuchtung ist sie in einen cranialen und einen caudalen Lappen gegliedert. Etwas fleischig ist der Ursprung nur an zwei Stellen: am cranialen Ende des Muskels ventral vom Foramen obturatum und am dorsolateralen Rand der Fenestra ischiopubica zwischen M.ischiofemoralis und M.semimembranosus. Die Insertion erfolgt zur Hauptsache auf der Crista supracondylaris medialis des distalen Femurs. Die lateralen Faserpartien inserieren grösstenteil fleischig, der Rest fast ausschliesslich aponeurotisch. Ein Strang der Insertionsaponeurose inseriert distal vom Ligamentum collaterale tibiale auf der medialen Seite des Condylus medialis. Die Insertionsaponeurose gliedert sich in zwei hintereinanderliegende, sich nur wenig überlagernde Teilblätter ("Blatt A" und "Blatt P", Abb.6) auf, die an der Basis ihrer Ueberlappung miteinander verwachsen sind.

Das craniale Blatt A liegt in der Tiefe des Muskels, das caudale Blatt P an seiner lateralen Oberfläche, wo es mit dem Ursprung des *M.gastrocnemius p.med.* verwachsen ist. Blatt A reicht proximal bis nahe an den ventralen Beckenrand heran und ist über ein feines, parallel zum Nervus obturatorius verlaufendes, kollagenes Band mit der ventralen Seite der Hüftgelenkkapsel verbunden.

Gemäss ihrem Verlauf zwischen Ursprung und Insertion lassen sich drei gleitend ineinander übergehende Faserportionen unterscheiden:

- eine craniomediale Portion (AM) sehr kurzer Fasern, welche einfiedrig vom cranialen Lappen der Ursprungsaponeurose, bzw. dem ventralen Rand des Foramen obturatum auf die mediale Seite von Blatt A ziehen.
- eine caudomediale Portion (PM), die vom caudalen Lappen der Ursprungsaponeurose zur medialen Seite von Blatt P, sowie zum caudolateralen Rand von Blatt A verläuft. Ihre Fasern werden caudal immer länger.
- eine langfaserige laterale Portion (L), die cranial des *M.semimembranosus* vom mittleren proximalen Bereich der Ursprungsaponeurose, sowie vom ventralen Ischium-Rand entspringt und vornehmlich fleischig auf dem caudodistalen Femur inseriert. Einige Fasern setzen auch aponeurotisch an, vor allem im Nahtbereich der beiden Teilblätter im Uebergang zu PM. Von AM wird diese Portion durch den Ramus musc.add. des Nervus obturatorius und durch den horizontalen Faserverlauf abgegrenzt. Insgesamt entsprechen AM und PM der pars interna, L der pars externa des *M.adductor longus et brevis*.

Vergleich:

Die Faserarchitektur dieses Muskels zeigt die auffälligste Variabilität aller hier beschriebenen Muskeln. Der caudale Lappen der Ursprungsaponeurose tendiert bei aquatischen Formen zur Verkürzung und ist bei *Mergus* und *Bucephala* völlig reduziert. Bei *A.fuligula* war diesbezüglich auch eine gewisse intraspezifische Variabilität zu beobachten. Bei *A.semipalmata* war ebenfalls nur ein einziger ungegliederter Lappen der Ursprungsaponeurose vorhanden, deren Identität mit Blatt A und/oder Blatt P jedoch nicht zu klären war. Bei der Insertionsaponeurose variierte v.a. das Ausmass der Verschmelzung der beiden Teilblätter sowohl inter- wie auch intraspezifisch. Manchmal war der proximocaudale Rand von Blatt A, bzw. auch Blatt P kurz aufgespreizt (*M.albellus*, *A.clypeata*, *N.pulchellus*), manchmal war er zu einem verlängerten, schmalen Zipfel zwischen Portion AM und PM ausgezogen (*T.feruginea*). Oft stand der craniale Rand von Blatt P mehr oder weniger weit über die Verwachsungsnäht mit Blatt A über (*C.olor*, *B.leucopsis*, *A.fuligula*, *A.superciliosa* etc.) und bildete eine zusätzliche, laterale Insertionsfläche für pars externa. Bei *B.clangula* war Blatt P reduziert und nur noch als Lappen einer ungegliederten Aponeurose gerade eben angedeutet. Bei der Gattung *Mergus* war von Blatt P auch diese Spur nicht mehr zu finden. Bei *N.pulchellus* war der caudale Abschnitt der einheitlichen Insertionsaponeurose zwar wie bei *B.clangula* lappenartig ausgebuchtet, da er jedoch gänzlich auf der medialen, anstatt auf der lateralen Seite des Muskels lag, war die Homolo-

gie mit Blatt P zweifelhaft. Abweichend waren auch die Verhältnisse bei den Formen der Gattung *Dendrocygna*. Hier durchzog der in der Tiefe liegende Hauptteil der Insertionsaponeurose den Muskel in seiner gesamten Breite, war aber zwischen AM und PM eingebuchtet und bei *D. autumnalis* hier zusätzlich mit einem medialen Längsflügel versehen. Am caudalen Rand war sie mit einer kleinen lateralen Seitenaponeurose verwachsen, als ob sie hier nach craniolateral umgefaltet worden wäre. Auch nach sorgfältiger Analyse der Faserarchitektur liessen sich diese Verhältnisse nur unter spekulativen Voraussetzungen mit denen bei *Anas platyrhynchos* homologisieren und sind wahrscheinlich auf konvergente Art entstanden.

Ohne auf die Fülle kleiner struktureller Besonderheiten weiter einzugehen, ergibt sich als grundsätzlicher Zusammenhang, dass Faseranordnung und Aponeurosen umso schwächer gegliedert sind, je einseitiger die lokomotorische Spezialisierung ist. Im Extremfall bilden *pars externa* und *pars interna* die beiden Fiederpartien eines gleichförmig doppelfiedrigen Muskels wie bei den beiden *Mergus*-Arten.

Eine sehr gleichförmige Faserstruktur besass dieser Muskel auch bei der als ursprünglich geltenden Laufform *A. semipalmata*. Trotzdem war hier die Insertionsaponeurose gegliedert und wies ein ausgeprägtes, nahezu unabhängiges Blatt P auf, welches hier wahrscheinlich v.a. zur Abgrenzung des kräftig entwickelten *M. gastrocnemius p. media* und zum Schutz vor dessen Reibung diente. Da sich auf der Grundlage dieser Verhältnisse auch alle anderen Konfigurationen des *M. add. longus et brevis* plausibel ableiten lassen, handelt es sich hier möglicherweise um die ursprüngliche Konfiguration.

M. ambiens (AMB, Abb. 3, 7, 8)

Der *M. ambiens* ist der oberflächlichste Muskel auf der medialen Seite der Hüftmuskulatur. Er gliedert sich in zwei Portionen. Die craniale entspringt über eine lange mediale Aponeurose vom *Processus pectinealis* (*Tuberculum praeacetabulare*), die caudale dagegen fleischig vom ventrolateralen Rand des caudal anschliessenden Pubis. Die kurzen Fasern des cranialen Teils sind einfiedrig angeordnet und besetzen den grössten Teil einer ausgedehnten lateralen Insertionsaponeurose. Die nach caudal stetig an Länge zunehmenden Fasern des caudalen Abschnitts sind nahezu parallel angeordnet und belegen den caudalen Rand der Insertionsaponeurose. Proximal ist dieser versenkt, da die Fasern des caudalen Teils hier auf seiner lateralen Seite ansetzen. Die kompakte, leicht abgeflachte Sehne zieht durch eine anteriore Grube der Patella unter dem *Lig. patellae* um das Kniegelenk herum und vereinigt sich über die Fibula, unmittelbar vor der Insertion des *M. biceps femoris* mit der Femorofibular-Aponeurose, um sich am Ursprung der *Mm. flexores perf. dig. II, III et IV* zu beteiligen.

Vergleich:

Bei *A. semipalmata* war der caudale Abschnitt stark zurückgebildet. Die Ursprungaponeurose war wie bei *T. ferruginea* nicht auf den *Proc. pectinealis* beschränkt, sondern war etwas nach caudal auf das subacetabuläre Pubis ausgeweitet. Bei *C. olor*

war sie dagegen nach cranial verbreitert, indem sie auf 6-7mm Breite am Ligamentum inguinale befestigt war. Ausserdem war die Ursprungsaponeurose wie auch bei der Gattung Mergus und - weniger deutlich - bei *D.bicolor* proximal auf die laterale Seite herumgeschlagen.

Bei einigen Exemplaren von *A.fuligula* war der fleischige Ursprung am caudalen Ende gegenüber anderen um ca. ein Viertel verkürzt und durch eine lange, schmale caudolaterale Aponeurose ersetzt. Eine ähnliche Aponeurose befand sich bei *T.ferruginea* auf der medialen Seite.

Distal variierte das Ausmass, in welchem der caudale Rand der Insertionsaponeurose versenkt war von 0% (*A.semipalmata*, *T.ferruginea*, *S.mollissima* und *N.pulchellus*) bis 100% (*A.clypeata*, *A.crecca*). Eine entsprechende, intraspezifische Variabilität wurde in dieser Beziehung auch bei *A.fuligula* nicht festgestellt.

M.femorotibialis externus et medius (FTEM, Abb.2,9)

Dieser Muskel besteht aus einer pars externa und einer pars interna. Pars externa hat einen ausgedehnten fleischigen Ursprung von der lateralen und caudolateralen Seite des Femurschaftes, pars media von seiner cranialen Seite, sowie vom Rand der Fossa trochanterica entlang der Crista trochanteris. Distal gehen diese beiden Ursprungsgebiete am Rand des Sulcus patellaris kontinuierlich ineinander über. Im übrigen werden sie längs der Linea intermuscularis durch eine breite, gemeinsame Ursprungsaponeurose getrennt und zugleich erweitert. Diese setzt sich auf der Crista trochanteris als schmale laterale Aponeurose der pars media bis zum proximalen Ende des Femurs fort. Einen aponeurotischen Ursprung haben auch einige caudomediale Randfasern von pars externa. Dieser ist mit der Insertion des *M.piriformis* verwachsen.

Beide Teile sind einfach gefiedert. Die craniomediale Insertionsaponeurose von pars media geht proximal des Ambiens-Kanals in den dorsomedialen Rand der Patella über. Die breite laterale Insertionsaponeurose von pars externa schliesst als Lig.patellae die laterale Seite der Patella ein und ist an der Crista patellaris, sowie über ein Nebenband auch an der Crista cnemialis lateralis des Tibiotarsus befestigt. Die distalen Muskelfasern im unscharfen Übergangsbereich von pars externa und pars media inserieren überwiegend fleischig auf der craniodorsalen Seite der Patella zu beiden Seiten des Ambiens-Kanals, sowie auf dessen Retinaculum.

Vergleich:

Dieser kräftige Muskel zeigte keine bedeutenden strukturellen Unterschiede. Ein caudomedialer sehniger Ursprung wurde ausser bei *A.platyrrhynchus* nur bei den anserinen Formen und bei *Anseranas semipalmata* festgestellt. Bei *Anseranas* war er nicht mit der Insertion des *M.piriformis* verbunden. Bei *S.mollissima*, *N.pulchellus* und *A.semipalmata* reichte die Insertion nicht auf die ventrale Seite des Ambiens-Kanals. Ebenso wie bei *D.bicolor* und *D.arquata* gingen hier auch die beiden Insertionsaponeurosen am distalen Rand ineinander über.

M.femorotibialis internus (FTI, Abb.8,9)

M.femorotibialis liegt auf der medialen Seite des Femurs und entspringt fleischig, ausser einigen Fasern mit Ursprung von der Insertionsaponeurose des M.piriformis. Die Faseranordnung ist einfach fiederförmig. Die caudomediale Insertionsaponeurose ist distal zu einer sehr kurzen Sehne verdrillt, welche an der medialen Basis der Crista cnemialis medialis ansetzt.

Vergleich:

Bei C.olor war der Ursprung distal durch eine kleine laterale Aponeurose erweitert. Bei den Gattungen Branta, Dendrocygna und Mergus, aber auch bei einem Exemplar von A.fuligula, war eine zusätzliche caudale Faserportion vorhanden, die auf dem medialen Rand der Insertionsaponeurose ansetzte, der dadurch versenkt wurde. Diese Portion entsprang über eine schmale, caudolaterale Aponeurose, die unmittelbar distal von der Insertion des M.iliiacus vom proximomedialen Femurschaft ausging. Bei B.leucopsis lag diese Aponeurose nicht oberflächlich, sondern schnitt in die Tiefe des Muskels ein.

M.gastrocnemius pars externa (GASE, Abb.1)

Der M.gastrocnemius p.externa liegt auf der posterolateralen Seite des Unterschenkels. Er entspringt aponeurotisch von einem Knochenkamm auf der caudolateralen Seite des distalen Femurschaftes. Die Ursprungsaponeurose dehnt sich über fast zwei Drittel der medialen Muskelseite aus und umschliesst proximal taschenartig auch seine laterale Seite. Am anteroproximalen Rand ist sie fest mit der Kniegelenkkapsel und mit dem Ursprung des M.flexor perforans et perforatus digiti II verbunden. Die etwa ebenso lange laterale Insertionsaponeurose dringt über eine breite Längsfalte auch in die Tiefe des Muskels ein. Distal verengt sie sich zu einer kräftigen, runden Sehne. Die Insertion ist gemeinsam mit dem M.gastrocnemius p.interna (s.u.).

Vergleich:

Bei den Aythini und Mergini war der Ursprung verbreitert. Die Einfaltung der Insertionsaponeurose lag bei den Mergus-Arten an ihrem anterioren Rand. Bei B.leucopsis lag der Ursprung auf dem Femur am weitesten distal, einige posteriore Fasern entsprangen fleischig. Bei N.pulchellus lag die Insertionsaponeurose bis auf einen schmalen distalen Rand vollständig in der Tiefe des Muskels und war nicht eingefaltet. Bei den Dendrocygna-Arten besass die Ursprungsaponeurose einen kurzen Anfangsabschnitt, der frei von fleischigen Fasern war. Bei D.autumnalis und D.arquata war der laterale Abschnitt der Ursprungsaponeurose stark verlängert. Bei Anseranas war dieser Muskel sehr schwach entwickelt. Der Ursprung war schmal, seine Aponeurose auf die mediale Seite beschränkt und die Insertionsaponeurose kaum eingefaltet. Ihr Uebergang zur Sehne war breit und gleitend.

M.gastrocnemius pars interna (GASI, Abb.1,8)

Der M.gastrocnemius p.interna liegt auf der anteromedialen Seite des Unterschenkels. Der grösste Teil seines Ursprungs erfolgt fleischig von der medialen Seite der Crista cnemialis medialis und sehnig über eine ausgedehnte laterale Ursprungsaponeurose von ihrem anterioren Rand. Posterior erstreckt sich der Ursprung auf die mediale Seite der Patella und des Patellarligaments, wobei er die Insertion des M.sartorius gabelartig umfasst. Die Ursprungsaponeurose ist in ihrem posterioren und proximalen Bereich in die Aponeurosis cnemialis medialis integriert. Proximal überlappt eine kleine Faserportion die Vorderkante des Knies und reicht bis nahe an den M.fl.p. et p.dig.II heran. Der Faserverlauf ist einfach fiederförmig. Die ausgedehnte mediale Insertionsaponeurose bildet eine kräftige, kompakte Sehne, die sich am distalen Ende des Tibiotarsus mit der Sehne der p.externa zur Achillessehne vereinigt. Diese zieht bedeckt von einer starken Faszia über den Tibialknorpel zum Hypotarsus. Während die Seiten der verbreiterten Sehne an dessen plantaren Kanten ansetzen, geht der mittlere Teil in die Membrana hypotarsi über.

Vergleich:

Bei B.clangula, M.albellus, M.merganser, D.autumnalis, D.arcuata, B.leucopsis und C.olor grenzte der proximale Abschnitt auf der lateralen Knieseite direkt an den M.fl.p. et p.dig.II, bzw. III; bei N.pulchellus und A.semipalmata war er dagegen lateral nur als ganz schmaler Rand an der Spitze des Knies zu sehen. Bei A.semipalmata ging der Muskel nicht abrupt, sondern gleitend in die breite, flache Sehne über. Bei N.pulchellus und einem Bein einer A.fuligula fand sich eine kleine Faserportion, die von der Spitze der Ursprungsaponeurose des M.gas.p.int. entsprang und am distalen Ende der Insertionsaponeurose des M.plan-taris ansetzte.

M.gastrocnemius pars media (GASM, Abb.9)

Der M.gas.p.med. liegt lateral von p.interna und wird von dieser durch die Sehne des M.semitendinosus, bzw. des M.semimembranosus getrennt. Der Ursprung liegt auf der dorsocaudalen Seite des Condylus medialis femori und ist nahezu ausschliesslich aponeurotisch. Die anteromediale Ursprungsaponeurose ist distal zu einem langen Zipfel ausgezogen. Ihr proximaler Abschnitt ist medial mit Blatt P der Insertionsaponeurose des M.adductor und anterior mit der Kniegelenkkapsel verschmolzen. Die langen Fasern dieses schmalen Muskels setzen einfielrig auf der posterolateralen Insertionsaponeurose an, welche sich über eine kurze, feine Zwischensehne an den posterodistalen Rand der Insertionsaponeurose von M.gas.p.int. anheftet (leicht verdeckt durch einige fleischige Fasern des letzteren).

Vergleich:

Dieser Muskel war in seiner Mächtigkeit ausserordentlich variabel, auch bezüglich der beiden Beine eines einzelnen Indi-

viduums. So war er bei *N.pulchellus* auf einer Seite fast völlig reduziert, auf der anderen dagegen normal ausgebildet. Bei *A.ferina* war er bei einem Exemplar einseitig noch schwach vorhanden, ansonsten fehlte er vollständig. Bei *D.bicolor* entsprangen zusätzliche Faserportionen von der lateralen Seite der Semitendinosus-semimembranosus-Sehne, sowie vom Tibiotarsusschaft distal davon.

M.plantaris (PLT, Abb.9)

Dieser kleine, einfiedrige Muskel liegt unter dem *M.gas.p.media*. Er entspringt unmittelbar nach dem Kniegelenk von der postero-medialen Seite des proximalen Tibiotarsus. Bis auf einen sehr schmalen aponeurotischen Rand distolateral ist der Ursprung fleischig. Die posteriore Insertionsaponeurose setzt über eine lange, feine Sehne am medialen Rand des Tibialknorpels an.

Vergleich:

Bei *A.clypeata*, *A.superciliosa*, *M.merganser* und *B.leucopsis* erstreckte sich der Ursprung auch leicht auf das medial benachbarte *Lig.collaterale tibiale*. Bei *C.olor* und *B.leucopsis* entsprang eine zusätzliche proximale Portion über eine kurze anteriore Aponeurose vom *Condylus medialis femori*, in enger Verbindung mit dem *M.gas.p.media*. Bei *B.leucopsis* entsprach diese Portion auch in ihrer Lage zur *A.*, bzw. *V.tibialis medialis*, durch welche sie vom Rest des *M.plantaris* abgegliedert wurde, eher einem Teil des letzteren. Bei *C.olor* zogen die beiden Gefäße jedoch mitten durch diese Portion hindurch. RUCK (1949) beschreibt eine ähnliche Portion bei *C.columbianus*. Kein Hinweis bezüglich anderer Anserinae findet sich bei MILLER (1937).

M.popliteus (POP)

Der kleine *M.popliteus* liegt zwischen den beiden Köpfen des *M.fl.dig. longus*. Seine kurzen Fasern entspringen auf der posteromedialen Seite des *Caput fibulae* und inserieren leicht distal davon auf der posterioren Seite des Tibiotarsus lateral neben dem Ursprung des *M.plantaris*. Ursprung und Insertion sind beide gemischt fleischig und sehnig. Dabei verhalten sie sich komplementär zueinander: Den beiden oberflächlichen, anterodistal und posteroproximal gelegenen Ursprungsaponeurosen entspricht eine schmale, in der Tiefe des Muskels liegende Insertionsaponeurose, dem fleischigen Zentrum des Ursprungs eine (lateral und medial besonders ausgeprägte) fleischige Peripherie der Insertion. Im ganzen hat der Muskel damit eine leicht in sich verdrehte doppelt fiederförmige Faserstruktur. Dort, wo der Muskel anteroproximal an die *Arteria poplitea* stößt, werden die Randfasern durch ein kurzes sehniges Zwischenstück unterbrochen.

Vergleich:

Bei *B.leucopsis* lag die Insertionsaponeurose auf der anterioren Oberfläche des Muskels. Bei *C.olor* waren je eine weitere Ur-

sprungs- und Insertionsaponeurose vorhanden, so dass eine mehrfache Fiederung vorlag. Bei *A.semipalmata* war die anterodistale Ursprungsaponeurose breit in eine Oberflächen- und eine Tiefenlamelle aufgespreizt.

M.peroneus longus (PL, Abb.1,8)

Der *M.per.long.* liegt zwischen *M.gas.p.int.* und *M.fl.p.et p.dig. II* und bildet die anterolaterale Oberfläche der Unterschenkelmuskulatur. Sein Ursprung ist ausschliesslich aponeurotisch und erfolgt über Teile der *Aponeurosis cnemialis lateralis* (posteroproximal), der *Aponeurosis fibularis* (posterodistal) und der *Aponeurosis cnemialis medialis* (anterior). Diese liegen auf der posteromedialen Muskelseite und sind hier zu einer weiten Faszie verschmolzen, welche proximal auf einem breiten Abschnitt am Rand der *Crista cnem.med.* frei von fleischigen Fasern ist. Proximolateral ist dieser Muskel über eine schmale Seitenlamelle der *Aponeurosis cnemialis lateralis* mit dem *M.fl.p.et p.dig. III* verwachsen.

Die kurzen Fasern des flachen, zungenförmigen Muskels inserieren einfielrig auf einer weiten anterolateralen Insertionsaponeurose, welche distal über ein faszienartiges, fleischloses Mittelteil in eine flache Sehne übergeht. Diese verzweigt sich am distalen Ende der lateralen Tibiotarsusseite in einen kurzen, breiten Seitenzweig, der am proximolateralen Rand des Tibialknorpels befestigt ist, und einen kompakteren Hauptzweig, der lateral über das Intertarsalgelenk zieht und sich auf der plantaren Seite des Tarsometatarsus mit der Sehne des *M.fl.perf.dig. III* vereinigt.

Vergleich:

Bei *B.leucopsis* reichte der Muskelrand proximal nahe, bei den *Dendrocygnini* sogar ganz an die *Crista cnemialis medialis* heran.

M.peroneus brevis (PB, Abb.2,3)

Der Ursprung des *M.per.brev.* erstreckt sich vom distalen Rand des Foramen interosseum proximale bis zum distalen Ende der Fibula und ist gemischt: Fleischig ist er von der ventralen Fibulaseite, der *Crista fibularis* und (distal) auch ein wenig vom Tibiotarsusschaft; sehnig ist er vor allem distal, nämlich von einem schmalen Streifen der *Aponeurosis fibularis distalis* (lateral), von der *Membrana interossea cruris* (posteromedial) und von einer schmalen anterioren Aponeurose, die am Tibiotarsusschaft befestigt und an ihrem proximalen Ende mit der *Membrana interossea cruris* verbunden ist. Proximal, im Bereich der *Crista fibularis*, sind die Fasern halbkreisförmig um eine schmale zentrale Insertionsaponeurose angeordnet. Distal erweitert sich diese und bildet eine oberflächliche anterolaterale Seitenlamelle aus, die im Querschnitt y-förmig mit der zentralen Hauptlamelle verwachsen ist. Noch unübersichtlicher wird die Faserstruktur des kurzfasrigen Muskels dadurch, dass der posteriore Rand der Seitenlamelle bis auf einen kurzen distalen Abschnitt versenkt ist, indem die Fasern mit Ursprung von der *Aponeurosis fibularis distalis* auf ihrer anterolateralen Seite ansetzen. Die

kräftige, flache Sehne des Muskels zieht durch das Retinaculum m. peronei und passiert das Intertarsalgelenk lateral zwischen dem Lig. coll. laterale und der Sehne des M. per. longus. Die Insertion ist auf dem proximolateralen Rand des Tarsometatarsus, an der Basis der Crista lateralis hypotarsi.

Vergleich:

Bei den Aythini lag die proximale Grenze des Ursprungs in der Höhe des Tuberculum m. bic. fem., ebenso bei D. bicolor. Bei den Anserini lag sie noch weiter distal. Bei A. semipalmata war kein fleischiger Ursprung vom Tibiotarsusschaft vorhanden. Auch war die Insertionsaponeurose im Profil L-förmig und am antero-lateralen Rand in die Tiefe des Muskels eingesenkt.

M. tibialis anterior (TA, Abb. 2, 3, 8, 9)

Der M. tib. ant. besteht aus zwei weitgehend unabhängigen Teilen. Der Ursprung von pars tibialis ist proximal fleischig und erfolgt von den intercrystalen Rändern der Crista cnemialis lateralis und der Crista cnemialis medialis, sowie von der dazwischenliegenden cranioventralen Seite der Patella. Distal setzt er sich auf der Aponeurosis cnemialis medialis, sowie auf der Aponeurosis cnemialis lateralis sehnig fort. Nur vereinzelt entspringen Fasern von der Ursprungsfaszie des M. per. longus.

Pars tibialis ist doppelt gefiedert und wird durch ihre lange, bandförmige Insertionsaponeurose in eine laterale und eine mediale Fiederpartie aufgeteilt, die nur am proximalen Muskelende ineinander übergehen.

Pars femoralis entspringt über eine kurze, kompakte Sehne vom äussersten distalen Ende des Condylus lateralis femori und liegt an der posterolateralen Seite der pars tibialis. Bereits in der Incisura tibialis weitet sich die Sehne zu einer breiten Ursprungsaponeurose aus, welche den spindelförmigen Muskelbauch von der posterioren Seite her ummantelt. Die Fasern sind halbkreisförmig um eine lange, schmale Insertionsaponeurose angeordnet, welche von anterolateral in den Muskel einschneidet. Beide Teile vereinigen sich erst an ihrem distalen Ende, wobei die beiden Aponeurosen im Profil winkelförmig miteinander verwachsen. Die gemeinsame kräftige, runde Sehne inseriert nach Passage des Retinaculum extensorium tibiotarsi und der anterioren Seite des Intertarsalgelenks auf der Tuberositas m. tib. ant., welche sich im Sulcus extensorius des proximalen Tarsometatarsus befindet. Kurz vor dieser Insertion gibt sie noch einen feinen Seitenzweig auf die kollagene Membrana extensorium tarsometatarsi ab.

Vergleich:

Die Nebeninsertion fehlte bei A. semipalmata, C. olor, N. pulchellus, A. galericulata, S. mollissima und B. clangula. Bei den Aythini war sie nur bei einem Teil der Exemplare jeder Art vorhanden. Intraspezifisch variabel war auch das Ausmass der Verwachsung beider Köpfe. Bei M. albellus und T. ferruginea waren sie fast völlig getrennt. Auf der anderen Seite waren sie bei A. semipalmata distal über etwa ein Drittel ihrer Länge nahtlos miteinander verschmolzen. Bei B. clangula und den beiden Mergus-Vertretern wurde die Crista cnemialis lateralis von der pars tibialis völlig überdeckt.

M.extensor digitorum longus (EDL, Abb.7-10)

Der fast ausschliesslich fleischige Ursprung des M.ext.dig.long. beginnt proximal auf dem intercnemialen Rand der Patella, füllt den Sulcus intercrystalis aus und bedeckt die gesamte anteriore Breite des proximalen Tibiotarsusschaftes. Medial erstreckt er sich leicht auf die Aponeurosis cnemialis medialis; distolateral entspringen einige Fasern von der anterioren Ursprungsaponeurose des M.per.brevis. Die doppelte Fiederung des Muskels deckt sich mit der des über ihm liegenden M.tib.ant.p.tibialis, da die beiden Insertionsaponeurosen ungefähr in einer Ebene liegen. Die Sehne dieses Muskels zieht nacheinander unter dem Ligamentum transversum, dem Pons supratendineus, dem Retinaculum extensorium tarsometatarsi und der Membrana extensoria tarsometatarsi hindurch. Auf dem distalen Drittel der dorsalen Tarso-metatarsusseite weitet sie sich aus und verzweigt sich nach einem komplizierten Schema in der Weise, dass jede Vorderzehe je einen Haupt- und einen Nebenzweig erhält, und dabei alle Phalangen versorgt werden (Abb.10). Da sie dabei immer stärker mit dem Bindegewebe der Knochen und Gelenke verwächst, ist ihrem Verlauf distal zuweilen nur mit Mühe zu folgen.

Vergleich:

Bei N.pulchellus, D.bicolor, D.autumnalis und B.leucopsis reichte der Ursprung proximal nur leicht auf den intercnemialen Rand der Patella, bei A.semipalmata überhaupt nicht. Bei N.pulchellus und allen Dendrocygnini erstreckte sich der Ursprung dagegen auch auf die laterale Seite der Crista cnemialis lateralis. Bei verschiedenen Formen war keine Verbindung zum M.per.brev. vorhanden (C.olor, B.leucopsis, S.mollissima, A.crecca und A.semipalmata). Das Sehnenverzweigungsschema wich bei den Dendrocygnini auf der Mittelzehe dadurch ab, dass der mediale Zweig der zweiten Phalanx fehlte, und dafür der mediale Zweig der dritten Phalanx direkt mit dem lateralen Zweig der zweiten Phalanx verbunden war (Abb.10). Bei A.semipalmata zweigte der Nebenzweig zur Basis der Aussenzehe nicht wie üblich über, sondern unter dem Hauptzweig ab. Ausserdem war der laterale Hauptzweig der Mittelzehebasis durch ein kollagenes Band lateral am Lig.plant. des mittleren Zehengrundgelenks verankert.

M.flexor perforans et perforatus digiti II (FPP 2, Abb.1)

Der M.fl.p.et p.dig.II gliedert sich in zwei miteinander verwachsene Portionen. Der posteromediale Teil entspringt fast ausschliesslich vom posterioren Abschnitt der Aponeurosis femorofibularis. Einige proximale Faserbündel haben auch einen fleischigen Ursprung vom Epicondylus lateralis femori. Die Ursprungsaponeurose bedeckt die mediale und ventrale Seite des Muskels, sowie anteroproximal auch einen schmalen Rand auf seiner lateralen Seite. Die doppelt gefiederte anterolaterale Portion entspricht abgesehen von seiner Insertion einem lateralen Teil des M.fl.p.et p.dig.III, von welchem sie proximal auch nur schwer zu lösen ist. Sein Ursprung erfolgt proximal vom Lig.patellae, anterior vom Aussenflügel der Aponeurosis cnemialis

lateralis und posterior vom Längsflügel der Aponeurosis femorofibularis. Durch letzteren wird diese Portion von der einfach gefiederten posteromedialen Portion abgegrenzt; nur am distalen Ende gehen beide ineinander über.

Die Insertionsaponeurose dieses Muskels besteht aus einem schmalen Strang zwischen den beiden Fiederpartien der anterolateralen Portion und einem breiten posterolateralen Lappen über der posteromedialen Portion, welche sich distal vereinigen und über ein breites faszienartiges Zwischenstück gleitend in eine kompakte Sehne übergehen. Diese besetzt auf dem Interatarsalgelenk unter der Achillessehne die äusserste posteromediale Position. Auf der Plantarseite des Tarsometatarsus zieht sie allmählich unter der Sehne des M.fl.perf.dig.II hindurch und inseriert schliesslich auf der plantaren Basis der subunguinalen Innenzehenphalanx, zu beiden Seiten des Gelenkknorpels.

Vergleich:

Bei *A.semipalmata* war vom anterolateralen Teil nur ein kleiner distaler Abschnitt mit Ursprung von der Aponeurosis cnemialis lateralis vorhanden. Die anderen Partien fehlten ebenso wie eine Untergliederung der Insertionsaponeurose. Der faszienartige Uebergang zur Sehne reichte weit zwischen die beiden Muskelpartien und trennte sie praktisch vollständig. Bei *N.pulchellus*, *B.clangula* und *M.albellus* fehlte nur die proximale Faserpartie von der Aponeurosis femorofibularis zur anterolateralen Portion. Die Insertionsaponeurose wies dementsprechend an ihrem anteroproximalen Ende einen kurzen Zipfel auf. Auch hier wurden die beiden Muskelteile durch die Sehnenfaszie, welche sich keilförmig zwischen sie einschob, weitgehend voneinander getrennt. Ansatzweise lag eine solche Modifikation auch bei den anderen *Mergini*, den *Aythini* und bei *D.bicolor* vor.

Im einzelnen zeigte dieser Muskel im Ausmass seiner Reduktion und in Details seiner Faseranordnung auch eine auffallende intraspezifische Variabilität.

M.flexor perforans et perforatus digiti III (FPP 3, Abb.1,2)

Auf grund der Faserstruktur lassen sich im M.fl.p.et p.dig.III drei Faserportionen unterscheiden: eine anterodistale, eine anteroproximale und eine posteriore. Die anterodistale Portion entspringt von der lateralen Seite des Fibulaschaftes. Ihr Ursprung beginnt proximal im Bereich des Tuberculum m.bic.fem. fleischig, verlagert sich distal aber nach und nach vollständig auf die Aponeurosis fibularis distalis. Ueber letztere ist sie etwas mit dem M.per.brev. verwachsen. Die anteroproximale Portion entspringt über eine mediale Aponeurose von der anterolateralen Kante des Collum fibulae, über die Aponeurosis cnemialis lateralis und vom lateralen Rand des Lig.patellae. Die posteriore Portion hat ihren Ursprung auf der Aponeurosis femorofibularis, welche ihre mediale und posteriore Seite umgibt. Alle Ursprungsaponeurosen sind durch faszienartige Uebergangsstücke miteinander verbunden und bilden zusammen mit dem fleischigen Ursprung von der Fibula ein einheitliches Ursprungsgebiet, auf dem sich die einzelnen Portionen nur durch Zonen dünnerer Muskelfaserbesiedlung voneinander abgrenzen lassen.

Die Faseranordnung zeigt eine leicht abgewandelte doppelte Fiederung. Proximal gehen die beiden Fiederpartien auf dem Lig. patellae ineinander über. Im übrigen entsprechen sie der posterioeren Portion einerseits und den beiden anterioren Portionen andererseits. In der proximalen Hälfte ist die Insertionsaponeurose bandartig flach und liegt etwa horizontal zwischen den beiden Fiederhälften. Distal ist sie in Anpassung an die posteriomedialere Lage der anterodistalen Portion dreikantig verdickt und zur Trennung der Fiederpartien mit einem posteromedialen Längsflügel versehen. Etwas weiter verbreitert sie sich auch an ihrer lateralen Seite und bedeckt so distal auch die anterolaterale Aussenseite des Muskels (Abb.4). Die lange Sehne des M.fl.p.et p.dig.III, die auf dem Intertarsalgelenk die mittlere posteriore Position einnimmt, inseriert gabelförmig zu beiden Seiten des Gelenkknorpels auf der Basis der subunguinalen Mittelzehenphalanx. Dabei wird die Sehne des M.fl.dig.long. perforiert.

Vergleich:

Bei A.crecca und D.arcuata war die Insertionsaponeurose distal nur wenig verstärkt und im Profil nirgends dreikantig. Bei A.semipalmata war die Aponeurosis femorofibularis distal der Insertion des M.bic.fem mit dem Ursprung des Flexor-perforatus-Complexes verbunden. Die anterodistale Portion des hier relativ schwach entwickelten Muskels entsprang ausschliesslich von dieser Verbindung und weder vom Fibula-Schaft direkt, noch von der Aponeurosis fibularis distalis. Der Insertionsaponeurose fehlte der distolaterale Seitenflügel.

M.flexor perforatus digiti IV (FP 4, Abb.2,3)

Der M.fl.perf.dig.IV besteht aus zwei fast völlig selbständigen Teilen: pars medialis und pars lateralis. Pars medialis entspringt grösstenteils über die Aponeurosis poplitealis, welche sich auf seiner medialen und anteromedialen Oberfläche ausbreitet. Proximal ist der Ursprung auch fleischig aus der Fossa poplitea und - abgetrennt durch ein Seitengefäss der A.nutrica fem.dist. - ein wenig von der Crista supracondylaris lateralis. Die Fasern ziehen auf eine weite laterale Insertionsaponeurose, deren anteriorer Rand durch aussen ansetzende Fasern teilweise verdeckt wird. Sonst ist die Faserstruktur einfach fiederförmig. Der Ursprung der kleineren, ebenfalls einfiedrigen p.lateralis liegt auf der lateralen Seite des Ambiens-Teils der Aponeurosis femorofibularis. Ihre posterolaterale Insertionsaponeurose ist am distomedialen Rand mit der Insertionsaponeurose, bzw. Sehne, der pars medialis verwachsen. Dadurch dass der Rand der letzteren Aponeurose anterior über die Verwachsungsnaht übersteht (im Profil), entsteht eine Kante, die beidseitig als zusätzliche Ansatzfläche der distalen Fasern der p.lateralis dient. Die gemeinsame Sehne überquert das Intertarsalgelenk umschlossen von der Sehne des M.fl.perf.dig.III in posterolateraler Position. Auf der Plantarseite des Tarsometatarsus beginnt sie sich allmählich zu verbreitern, um sich schliesslich auf der proximalen Aussenzehenphalanx in drei Aeste aufzuteilen: einen lateralen,

einen mittleren und einen medialen. Diese inserieren in der angegebenen Reihenfolge auf der plantaren Basis der 2., 3., bzw. 4. Aussenzehenphalanx, indem sie sich aufgabeln und den jeweiligen Gelenkknorpel zwischen sich einschliessen. Dabei werden sie von den distaler inserierenden Aesten perforiert.

Vergleich:

Der kleine, abgegliederte Ursprung von der Crista supracondylaris lateralis fehlte bei B.clangula, M.albellus, B.leucopsis, C.olor und A.semipalmata. Bei M.albellus war der anteriore Rand der Insertionsaponeurose nicht versenkt; A.fuligula zeigte in bezug auf dieses Merkmal eine starke intraspezifische Variabilität. Bei B.clangula und D.arcuata waren beide Köpfe vollständig voneinander getrennt. Bei M.merganser und M.albellus waren die beiden Insertionsaponeurosen distal nur kurz miteinander verbunden, die medialen Fasern der p.lateralis inserierten je auch proximal davon auf der Aussenseite der Aponeurose von p.medialis. Bei M.merganser bildete die Sehne über dem Zehengrundgelenk vor ihrer Verzweigung einen rundum geschlossenen Kanal für die Sehne des M.fl.dig.long.

Grundsätzlich anders war dieser Muskel bei A.semipalmata strukturiert. P.lateralis hatte über den Flexor-perforans-Teil der Aponeurosis femorofibularis einen zusätzlichen Ursprung proximal, der von der Ambiens-Sehne unabhängig war. Da die beiden Abschnitte der Aponeurosis femorofibularis und die Aponeurosis poplitealis distal zu einem einheitlichen Ursprungsareal verschmolzen waren und auch die Insertionsaponeurose ausser einer leichten Einbuchtung proximolateral keine Gliederung aufwies, waren die beiden Köpfe nur an ihrem proximalen Ende voneinander unterscheidbar.

M.flexor perforatus digiti III (FP 3, Abb.2,3,9)

Die beiden Köpfe des M.fl.perf.dig III, pars lateralis und pars medialis, sind bis auf die gemeinsame Sehne unabhängig voneinander. Pars lateralis entspringt vom distalen Ende der Aponeurosis femorofibularis distal vom M.fl.perf.dig.IV p.lat. Von der medialen Ursprungsseite ziehen die Fasern einfielrig auf eine laterale Insertionsaponeurose. Der Ursprung der p.medialis erfolgt von der medialen Seite der Aponeurosis poplitealis. Die mediale Insertionsaponeurose dieses Kopfes ist in der Nähe ihres anterioren Randes mit einer in die Tiefe weisenden Längsfalte versehen. Da die Fasern auf dieser Falte zweiseitig, sonst aber nur einseitig ansetzen, ergibt sich eine Uebergangsform zwischen einfacher und doppelter Fiederung.

Die Sehnen beider Köpfe sind anfangs nur lose miteinander verbunden und bleiben bis fast zum Cartilago tibialis gut voneinander unterscheidbar. Über dem Intertarsalgelenk sind sie zu einem breiten einheitlichen Band verwachsen, welches auf seiner posterioren Seite für jede der Sehnen des M.fl.p.et p.dig.III und des M.fl.perf.dig.IV eine geschlossene kollagene Scheide ausbildet. Auf der plantaren Seite des Tarsometatarsus werden diese wieder frei gelassen, und die Sehne des M.fl.perf.dig.III verschmilzt mit der des M.per.long. Anschliessend tauscht sie die Position mit der Sehne des M.fl.p.et p.dig.III, indem sie

sich um deren mediale Seite herumzieht und sie dabei in die Tiefe drängt. Zugleich gibt sie auf diese auch noch ein kräftiges Vinculum ab. Am Ende der proximalen Mittelzehenphalanx gabelt sie sich und inseriert zu beiden Seiten des Gelenkknorpels auf der plantaren Basis der zweiten Phalanx, perforiert durch die Sehnen des M.fl.p.et p.dig.III und des M.fl.dig.long.

Vergleich:

Die eingesenkte Längsfalte der Insertionsaponeurose von p.med. fehlte bei M.merganser, A.ferina und B.clangula. Bei A.fuligula war sie oft nur schwach ausgeprägt. Bei S.mollissima, D.bicolor und einigen A.fuligula-Vertretern befand sie sich ganz am anterioren Rand der Insertionsaponeurose. Bei A.semipalmata waren beide Köpfe distal unter einer gemeinsamen einheitlichen Insertionsaponeurose untrennbar miteinander verschmolzen. Dementsprechend ungegliedert war auch die Sehne. Eine leichte distale Verwachsung der beiden Köpfe wiesen auch T.ferruginea, B.leucopsis und alle Dendrocygnini auf, indem eine mediale Faserportion der p.lat. anterodistal auf der Fleischseite der Insertionsaponeurose, bzw. Sehne, von p.med. ansetzte und dadurch einen fließenden Uebergang in der Faserstruktur beider Köpfe herstellte. Die Insertionsaponeurosen selbst waren weitgehend getrennt und nur ganz distal miteinander verwachsen. Bei N.pulchellus fehlte das Vinculum zur Sehne des M.fl.p.et p.dig.III.

M.flexor perforatus digiti II (FP 2, Abb.3,7)

Die Faserstruktur des M.fl.perf.dig.II entspricht einer typischen doppelten Fiederung. Die mediale Fiederpartie entspringt vom lateralen anterioren Rand der Aponeurosis poplitealis, durch welche sie an den M.fl.perf.dig.III grenzt, sowie posteroproximal über einen kurzen Seitenflügel auch mit dem M.fl.perf.dig.IV verwachsen ist. Der Ursprung der lateralen Fiederpartie erfolgt von der medialen Seite der Aponeurosis femorofibularis und beginnt proximal unmittelbar bei deren Fusion mit der Ambiens-Sehne. Die beiden Fiederpartien treffen sich auf einer gemeinsamen mittleren Insertionsaponeurose, deren Enden, wie auch ihr anteriorer Rand zur medialen Seite hin freiliegen, da die mediale Fiederpartie kürzer und flacher ist als die laterale. Die Sehne zieht in mittlerer tiefer Position über das Intertarsalgelenk. Auf dem Hypotarsus verläuft sie in einem eigenen, fast vollständig verknöcherten Kanal. Auf der Plantarseite des Tarsometatarsus wechselt sie ihre Position mit der Sehne des M.fl.p.et p.dig.II, indem sie diese von medial her allmählich überquert, und inseriert lateral auf der Basis der proximalen Innenzehenphalanx. Eine Gabelung der Sehne mit entsprechender Perforation durch die Sehnen des M.fl.p.et p.dig.II und des M.fl.dig.long. unterbleibt.

Vergleich:

Bei N.pulchellus fehlte diesem Muskel die ganze mediale Fiederpartie. Bei A.semipalmata besass er proximolateral einen entsprechenden zusätzlichen Ursprung vom Flexor-perforans-Teil der Aponeurosis femorofibularis wie der M.fl.perf.dig.IV. Darüber-

hinaus war die Insertion auf der Innenzehnbasis etwas nach medial auf den Gelenkknorpel verlagert.

M.flexor hallucis longus (FHL, Abb.3,7)

Der M.fl.hall.long. liegt auf der posterioren Seite des Unterschenkels unter dem Flexor-perforatus-Komplex und hat einen gemischten Ursprung aus dem intercondylären Bereich der caudalen Femurseite. Seine posteroproximalen Fasern entspringen fleischig vom distalen Teil der Fossa poplitea und der Crista supracondylea lateralis. Die anterioren und distalen Fasern entspringen über eine weite anteriore Ursprungsaponeurose, welche proximal mit der Kniegelenkkapsel verwachsen ist. Medial ist diese Aponeurose breit mit dem anterioren Rand der Aponeurosis poplitealis verbunden, von welcher eine Partie posteromedialer Fasern entspringt. Diese setzen von posterior auf der ausgedehnten horizontalen Insertionsaponeurose an, die anderen dagegen alle von anterior, so dass der laterale Aponeurosenrand auf der posterioren Seite frei bleibt.

Die Sehne überquert das Intertarsalgelenk in anterolateraler Position. Ihr Hypotarsus-Kanal ist nicht vollständig ossifiziert. Auf der Plantarseite des Tarsometatarsus zieht sie allmählich nach medial und gibt an die Sehne des M.fl.dig.long., bevor sie diese überkreuzt, ein starkes Vinculum ab. Der verbleibende, wesentlich schwächere Zweig der Sehne ist vor dem Erreichen des Os metatarsale I über ein langes elastisches Band mit dem Lig. plantare des Innenzehengrundgelenks verknüpft, zieht dann auf die ventrale Halluxseite, wo er durch ein weiteres elastisches Band befestigt ist, und inseriert auf der Basis der Unguinalphalanx.

Vergleich:

Bei *D.bicolor* liess die posteromediale Faserpartie auf der Insertionsaponeurose nur einen sehr schmalen Saum unbesetzt. Bei den meisten *Mergini* und *Aythini* blieb dagegen fast ihre gesamte posteriore Oberfläche frei. Bei *N.pulchellus* war der Muskel unverhältnismässig lang, wobei sein distaler Abschnitt als Fortsetzung der posteromedialen Faserpartie bis auf seine Insertion genau der fehlenden medialen Fiederpartie des M.fl.perf.dig.II entsprach. Diese Konfiguration war in beiden Beinen genau gleich ausgebildet. Bei *D.arcuata*, *D.autumnalis*, *B.clangula* und einem Exemplar von *A.fuligula* konnten auf dem Hallux keine elastischen Sehnenzweige gefunden werden. Bei *D.bicolor*, *N.pulchellus* und einem anderen Exemplar von *A.fuligula* war ein solcher vorhanden, aber nur sehr schwach ausgeprägt. *A.ferina* und *A.semipalmata* wiesen dagegen sogar zwei elastische Sehnenzweige auf der Subunguinalphalanx auf. *A.semipalmata* zeichnete sich darüberhinaus durch folgende Besonderheiten aus: a) Die zum Hallux führende Sehne war ebenso stark wie das Vinculum. b) Das elastische Band zum Lig.plantare fehlte und wurde funktionell durch die Perforation des M.fl.hall.brev. ersetzt. c) Auf der subunguinalen Halluxphalanx war eine Sehnensperrvorrichtung n. SCHAFFER (1903) ausgebildet.

M.flexor digitorum longus (FDL, Abb.7)

Der doppelt gefiederte M.fl.dig.long. ist proximal in zwei Köpfe aufgespalten, die im wesentlichen mit den beiden Fiederhälften übereinstimmen. Nur wenige proximomediale Fasern des lateralen Kopfes bilden eine unbedeutende Ausnahme, indem sie der Faserstruktur zufolge zur medialen Fiederhälfte zu rechnen sind. Der laterale Kopf entspringt fleischig von der medialen Fibulaseite, sowie leicht sehnig von der Membrana interossea cruris. Der mediale Kopf hat seinen fleischigen Ursprung von der posterioren Seite des proximalen Tibiotarsusschaftes, distal des M.popliteus. Distal sind die beiden Köpfe über die gemeinsame mittlere Insertionsaponeurose miteinander verwachsen. Ihre Ursprungsgebiete bleiben jedoch bis auf einen kurzen Endabschnitt voneinander getrennt. Die Sehne nimmt auf dem Intertarsalgelenk die tiefste anteromediale Position ein. Ihr Hypotarsuskanal ist vollständig ossifiziert. Auf der Plantarseite des Tarsometatarsus nimmt sie das Vinculum von der Sehne des M.fl.hall.long. auf und gabelt sich kurz danach in drei Aeste, die je eine Vorderzehe versorgen. Unmittelbar vor der Aufteilung ist sie durch einen Sesamknochen versteift. Jeder Ast perforiert die anderen Flexorsehnen seiner Zehe, mit der erwähnten Ausnahme der M.fl.perf.dig.II-Sehne, und inseriert auf der plantaren Basis der jeweiligen Unguinalphalanx. Zusammen mit subunguinalen SCHAFFERSchen Sehnensperrvorrichtungen finden sich distal zahlreiche Nebeninsertionen durch elastische Bänder.

Vergleich:

Dieser Muskel variierte kaum. Vereinzelt war sein lateraler Kopf etwas mit dem Ursprung des M.popliteus verwachsen, besonders deutlich bei A.clypeata, A.superciliosa, A.galericulata, C.color und A.semipalmata. Bei C.color war der Ursprung distal durch eine anteriore Aponeurose erweitert.

M.flexor hallucis brevis (FHB)

Der M.fl.hall.brev. hat seinen fleischigen Ursprung von der distalen Kante des medialen Hypotarsusgrates, sowie der sich daran anschliessenden plantaromedialen Seite des Tarsometatarsusschaftes. Die Fasern des hauchdünnen, einfiedrigen Muskels schmiegen sich eng an die Innenseite der Membrana hypotarsi an. Die schmale Insertionsaponeurose setzt über eine lange, feine Sehne, distal um das Os metatarsale I herumführend, auf der ventrolateralen Basis der proximalen (subunguinalen) Halluxphalanx an.

Vergleich:

Ausser bei A.platyrrhynchos, A.crecca, M.albellus, T.ferruginea und N.pulchellus erstreckte sich der Ursprung auch auf die mediale Seite des Hypotarsus. Bei den Dendrocygnini war der M.fl.hall.brev. sehr kräftig entwickelt. Bei A.semipalmata war er sogar der mit Abstand mächtigste Muskel des Tarsometatarsus und bestand aus zwei Teilen: pars proximalis und pars distalis (Abb.11). P.proximalis entsprach dem oben beschriebenen Muskel,

dehnte sich aber bis fast zum Os metatarsale I aus und hatte einen stark erweiterten Ursprung. Dieser bedeckte nicht nur die mediale Hypotarsusseite, sondern reichte auch weit auf die Unterseite der Membrana hypotarsi. Lateral war die p.proximalis aponeurotisch mit dem M.abd.dig.IV verwachsen. Die Insertionsaponeurose lag proximal breit auf der Hypotarsus-Portion, distal verlief sie als schmales Band zwischen den beiden Fiederpartien vom Tarsometatarsusschaft und von der ventromedialen Membrana hypotarsi. Der Ursprung der kleineren p.distalis war hauptsächlich fleischig und schloss sich unmittelbar distal an den schaftseitigen Ursprung der p.proximalis an. Medial erstreckte er sich auch auf das benachbarte Os metarsale I, lateral grenzte er sehnig an den M.abd.dig.II. Die plantarseitige Insertionsaponeurose war distal mit der Sehne von p.proximalis verwachsen. Die breite gemeinsame Sehne war kurz vor ihrer Insertion auf der Hallux-Basis von der Sehne des M.fl.hall.long. perforiert.

M.extensor hallucis longus (EHL)

Der M.ext.hall.long. liegt proximal des Os metatarsale I auf der medialen Seite des Tarsometatarsus. Der Ursprung ist fleischig und grenzt an die Membrana hypotarsi. Die Faseranordnung ist einfiedrig. Die dorsomediale Insertionsaponeurose verengt sich kurz vor dem Os metatarsale I zu einer feinen Sehne, die durch ein metatarsales Retinaculum auf die dorsale Halluxseite führt und dort auf der Basis der Unguinalphalanx befestigt ist. Zuvor ist sie ausserdem durch ein rückwärtiges kollagenes Band auf der Gelenkkapsel des Metatarsophalangealgelenks verankert.

Vergleich:

Bei vielen Formen reichte der Ursprung proximal in den dorsalen Sulcus extensorius hinein: bei A.ferina, D.bicolor und A.semipalmata distal und medial, bei N.pulchellus und A.crecca nur medial und bei D.autumnalis und D.aruata nur distal der Tuberositas m.tib.ant. Bei A.semipalmata und den Dendrocygnini fehlte die rückwärtige Sehnenankerung. Bei A.semipalmata waren Aponeurose und Sehne durchgehend zweiteilig: Der schmalere proximale Abschnitt inserierte an der Basis der proximalen Phalanx, der distale in üblicher Weise auf der Unguinalphalanx. Eine solche doppelte Insertion fand sich auch bei N.pulchellus; jedoch war die Aponeurose einheitlich, und die Sehne verzweigte sich erst unter dem Retinaculum.

M.abducctor digiti II (AB 2)

Dieser Muskel entspringt von der medialen Seite des Tarsometatarsus, distal des M.ext.hall.long., sowie auch etwas vom Lig.obliquum hall., welches das Os metatarsale I mit der Trochlea II verbindet. Die sehr kurzen Fasern sind einfiedrig angeordnet. Ihre lange mediale Insertionsaponeurose setzt über eine kurze, kräftige Sehne auf der medialen Basis der proximalen Innenzehenphalanx an. Ueber dem Gelenk ist die Sehne beiderseits durch Querbänder verankert, welche aus der Gelenkkapsel hervorgehen und zur Aponeurosis plantaris beitragen.

Vergleich:

Bei den Dendrocygnini war dieser Muskel sehr breit. Bei A. semipalmata dehnte sich der Ursprung auch auf die mediale Seite des Os metatarsale I aus.

M.adductor digiti II (AD 2)

Der M.add.dig.II ist einfach gefiedert und entspringt fleischig von der Plantarseite des distalen Tarsometatarsus, zwischen dem Os metatarsale I und dem M.abd.dig.IV. Seine schmale ventromediale Insertionsaponeurose schickt eine dünne Sehne zwischen der Trochlea II und dem Lig.coll.lat. des inneren Zehengrundgelenks hindurch, um auf der lateralen Basis der proximalen Innenzehenphalanx anzusetzen.

Vergleich:

Bei den Dendrocygnini war dieser Muskel im Verhältnis länger als bei A.platyrrhynchos. Bei M.merganser reichte er proximal sogar bis an den Hypotarsus.

M.lumbricalis (LUM)

Der M.lumbricalis war nur bei A.semipalmata relativ kräftig ausgeprägt. Er entsprang hier von der tiefen (dorsalen) Seite der Flexor-digitorum-longus-Sehne, unmittelbar vor deren Verzweigung, und inserierte nach parallelem Faserverlauf am proximalen Ende des mittleren und äusseren Zehengrundgelenkknorpels. Bei allen anderen Arten war er sehr stark zurückgebildet oder fehlte ganz. Bei den Aythini und den Mergini war seine Reduktion am stärksten.

M.extensor proprius digiti III (EP 3)

Der M.ext.prop.dig.III besitzt nur wenige, aber recht lange Fasern und ist stark mit Bindegewebe durchsetzt. Dieses verleiht ihm ebenso wie die unverhältnismässig kräftige Sehne einen ligamentartigen Charakter. Der Ursprung dieses Muskels befindet sich auf der dorsalen Seite des Tarsometatarsus distal zwischen dem M.ext.brev.dig.IV und dem M.abd.dig.II und ist fleischig. Seine einfache Fiederung unterscheidet sich nur wenig von einer parallelfaserigen Anordnung. Die breite Sehne ist mit der Gelenkkapsel verwachsen und inseriert auf dem Tuberculum extensorium der proximalen Mittelzehenphalanx.

Vergleich:

Bei B.clangula waren keine fleischigen Fasern zu erkennen.

M.extensor brevis digiti IV (EB 4)

Dieser Muskel bedeckt die laterale Hälfte der dorsalen Tarsometatarsusseite und erstreckt sich von der Tuberositas m.tib. ant. bis zum Foramen distale. Der Ursprung ist fleischig. Die dorsale Insertionsaponeurose des kurzfasrigen, einfiedrigen

Muskels ist nur am distalen Ende ihres lateralen Randes durch aussen ansetzende Fasern leicht verdeckt. Sie sendet eine kurze, runde Sehne durch den rundum geschlossenen Canalis interosseus tendineus, welche an der medialen Basis der proximalen Aussenzehenphalanx ansetzt.

Vergleich:

Bei *B.clangula* und *M.albellus* war der Canalis interosseus tendineus dorsal offen. Bei *B.leucopsis* reichte der Ursprung proximal nicht bis zur Tuberositas m.tib.ant. Bei *A.semipalmata* war die schmale Insertionsaponeurose in die Tiefe des Muskels versenkt, und der Ursprung war durch zwei schmale Aponeurosen beiderseits über der dorsalen Muskelseite erweitert, so dass eine annähernd radiale Faseranordnung resultierte.

M.abductor digiti IV (AB 4)

Der rein fleischige Ursprung des *M.abd.dig.IV* dehnt sich vom Hypotarsus bis zur Trochlea IV aus und wird proximal, wo er fast die gesamte plantare Breite des Tarsometatarsus einnimmt, von der Membrana hypotarsi eingefasst. In seinem mittleren Abschnitt verlagert er sich, zugleich schmaler werdend, nach lateral, um sich nach und nach unter der Membrana hypotarsi nach aussen hindurchzuschieben. Dort erweitert er sich wieder leicht. Die zahlreichen, äusserst kurzen Fasern verlaufen einfach fiederförmig auf eine ausgedehnte Insertionsaponeurose, welche über eine kurze, kräftige Sehne auf der lateralen Basis der proximalen Aussenzehenphalanx inseriert. Auf dem Zehengrundgelenk ist sie mit der ligamentartig verstärkten Gelenkkapsel und mit dem Lig.collaterale metatarsale IV verwachsen. Zwischen der Membrana hypotarsi und der Insertionsaponeurose findet sich im Ueberkreuzungsbereich eine sehnige Verknüpfung, über die auch der *M.gastrocnemius* einen Zug auf die Sehne des *M.abd.dig.IV* ausüben kann.

Vergleich:

Die Verbindung zur Membrana hypotarsi fehlte *T.ferruginea*, sowie allen *Anserinae*.

4. Zusammenfassende Betrachtungen zur strukturellen Variabilität

Insgesamt zeigt die Beinmuskulatur der untersuchten Formen ein Bild grosser struktureller Gleichförmigkeit, aus dem nur *Anseranas semipalmata* deutlich heraussticht. Alle anderen besitzen ein gemeinsames Grundmuster, das zwar in vielen Details, selten aber in auffälligerer Form wie z.B. durch das Fehlen des Vinculums zwischen den Flexorsehnen der Mittelzehe bei *Nettapus pulchellus* variiert wird. Auch viele dieser zunächst spektakulär erscheinenden Sondermerkmale schrumpfen in ihrer Bedeutung, wenn man sie vor dem Hintergrund entwicklungsphysiologischer Arbeiten betrachtet, wonach die embryonalen Muskelzellen nicht spezifisch für einzelne Muskeln determiniert werden, sondern äquivalent bleiben. Bekanntlich entsteht die Extremitätenmuskulatur durch sukzessive Aufspaltung einer dorsalen und einer ventralen Masse embryonaler Muskelzellen (ROMER, 1927; WORTHAM, 1948). Dieser Prozess erfolgt unabhängig von der Differenzierung der Sehnen und damit von mechanischen Faktoren (SHELLSWELL & WOLPERT, 1977). Nach einer Hypothese von WOLPERT (1978) wird er über das räumliche und zeitliche Muster unterschiedlicher Adhäsivität der embryonalen Bindegewebsmatrix gesteuert. Leichte Änderungen oder Störungen der adhäsiven Spezifität genügen nach diesem Modell bereits, um Muskelfasern "falsch" zu verknüpfen und z.B. das auffällige Fehlen der medialen Hälfte des M.fl.perf.dig.II mit der gleichzeitigen entsprechenden Erweiterung des M.fl.hall.long. bei *N.pulchellus* hervorzurufen. Auch die zahlreichen Fälle kleine-

rer Portionen, die vom normalen Faserverlauf abwichen und zu benachbarten, aber sonst unabhängigen Muskeln überwechselten, finden so eine einfache Erklärung (vgl. M.gas.p.med./M.plantaris bei B.leucopsis und C.olor, M.gas.p.int./M.plantaris bei N.pulchellus und A.fuligula (1 Bein) usw.).

Diese Betrachtungen illustrieren, dass Variationen in der Anordnung der Fleischfasern im allgemeinen weit weniger tiefgreifenden Ursachen zugeschrieben werden können als Veränderungen in der Matrix der Aponeurosen. Gerade letztere aber verhielt sich bei den verglichenen Formen sehr konservativ.

5. Funktionelle Interpretation

5.1. Voraussetzungen

Die Mechanik eines Muskels wird durch zahlreiche physiologische und feinstrukturelle Faktoren beeinflusst, die sich einer rein morphologischen Erfassung entziehen. Die Analyse adaptiver Zusammenhänge zwischen Struktur und Funktion durch die Methode des morphologischen Vergleichs, setzt daher voraus, dass sich die verglichenen Formen in diesen unberücksichtigten Merkmalen nicht oder nur unwesentlich unterscheiden. Die strukturelle Einheitlichkeit der Beinmuskulatur und die Homogenität der Anatidae in anderen Merkmalen fundamentaler anatomischer, biochemischer, cytologischer oder ethologischer Art (VERHEYEN, 1955; WOOLFENDEN, 1961; SIBLEY, 1960; KRAMPITZ, KOESTENER & FISCHER, 1975; TAKAGI & SASAKI, 1974; LORENZ, 1951-53) sprechen dafür, dass diese Voraussetzung hier in bezug auf den Vergleich homologer Muskeln in ausreichender Weise erfüllt ist, wenn von der aberranten Form *A.semipalmata* abgesehen wird.

Die funktionelle Interpretation der erfassten quantitativen und qualitativen Variation stützt sich grundsätzlich auf BOCK (1974) und ist auch mit den erwähnten Vorbehalten zu verstehen. Als Mass für das Muskelvolumen wird das relative Trockengewicht verwendet (bezogen auf das Gesamtgewicht der Beinmuskulatur ohne intrinsische Fussmuskeln). Als Index für die Hebellänge dient die Ursprungs-, bzw. Insertionslänge (vgl. Tab. 5). Soweit nicht anders hervorgehoben, beziehen sich alle Längenangaben auf die relative Länge im Verhältnis zur Femurlänge, welche eine sehr enge allometrische Beziehung zum Körpergewicht aufwies. (Der hier gefundene Allometrieexponent von

0.36 [$r = 0.98$] stimmt nebenbei überraschend gut mit dem von PRANGE, ANDERSON und RAHN (1979) an einem weit grösserem Artenspektrum verschiedener Vogelordnungen ermittelten Wert 0.359 überein). Der intraspezifische Variationsbereich der verschiedenen Masse entspricht, soweit sich dies anhand der A.fuligula-Serie beurteilen liess, den Erfahrungen anderer Autoren (MILLER, 1937; RAIKOW, 1970).

5.2 Lokomotorische Gewohnheiten

Die Hinterextremitäten stehen bei den Anatiden praktisch allein im Dienst der Fortbewegung, wobei sie vor allem im Rahmen des Nahrungserwerbs eingesetzt werden. In Phasen der Flugunfähigkeit (Jugend, Verletzung, Schwingenmauser) müssen sie aber auch eine erfolgreiche Flucht vor Feinden ermöglichen.

Ausser der Inselform *Nesochen sandvicensis* haben sich daher auch alle stärker terrestrisch angepassten Arten eine Bindung ans Wasser bewahrt und sind (mit Ausnahme von *A. semipalmata*) zu Fluchttauchen befähigt. Andererseits werden auch die Beine extremer Tauchformen läuferisch stärker beansprucht wenn sie z.B. durch einen kurzen Anlauf die erforderliche Startgeschwindigkeit zum Auffliegen gewinnen müssen. Die dazu nötige Lauftüchtigkeit ist jedoch kaum mit den an eine terrestrisch lebende Form gestellten Ansprüchen zu vergleichen, da dieser kurze Sprint gewöhnlich im Wasser und mit Flügelunterstützung erfolgt und keine besondere Ausdauer verlangt. Aquatische Adaptation führt bei den Anatidae daher allgemein zu einem höheren Grad an lokomotorischer Spezialisierung als terrestrische. Letztere ist oft sogar gerade mit einer besonderen lokomotorischen Vielseitigkeit verbunden. Wie vorsichtig aber auch bei den tauchenden Formen der Begriff "Spezialisierung" bewertet werden muss, illustriert eine Beobachtung von BROOKS (1945), der inmitten einer Gruppe flügeltauchender Samtenten (*Melanitta fusca*) ein einzelnes Weibchen fand, welches fortwährend nur mit den Beinen tauchte und die Flügel an den Körper gedrückt hielt.

Solche Vorbehalte vorausgesetzt, gibt Tab.2 einen kurzen Ueberblick über den relativen Grad lokomotorischer Spezialisierung der hier betrachteten Formen. Die drei unterschiedenen Lokomotionsformen Laufen, Schwimmen und Tauchen zeichnen sich durch grundsätzlich verschiedene mechanische Bedingungen und Bewegungsabläufe aus:

5.2.1. Laufen

Auf Grund seiner Untersuchungen mit einer Kraftplattform kennzeichnet LETTEN (unveröffentlichte Versuche, zitiert nach ALEXANDER, 1977) den Gang der Hausente als "stiff-legged walk". Bei dieser Gangart wird das Bein während der Stützphase gestreckt (steif) gehalten, so dass der Körperschwerpunkt annähernd eine Folge von flachen Kreisbögen beschreibt. Die Bodenreaktionskraft ist jeweils am Anfang und Ende einer Stützphase maximal, also beim Aufsetzen und Abstoßen der Füße. Ihre Wirkungslinie verläuft dabei stets in der Nähe des Schwerpunktes, so dass in der Sagittalebene des Körpers kaum Rotationsbewegungen auftreten.

Neben der vertikalen Pendelbewegung führt der Schwerpunkt auch eine seitliche aus, und zwar umso stärker, je weiter die Füße von der Körpermitte entfernt aufgesetzt werden. Um den Schwerpunkt möglichst direkt zu unterstützen, werden nicht nur die Beine einwärts geschwenkt und schräg aufgesetzt, sondern wird auch der Körper zum Stützbein hin einwärts gedreht. Dies ergibt das besonders bei kurzbeinigen Formen mit breiten Rumpfen auffallende "Watscheln" (STOLPE, 1932).

Der Bewegungsablauf eines schreitenden Beins ist in Abb.12 schematisch dargestellt. Die Hauptbewegung des Stützbeins fin-

det im Kniegelenk statt, dessen Rolle bei den Vögeln sich etwa mit derjenigen der menschlichen Hüfte vergleichen lässt. Das Hüftgelenk dient hauptsächlich der Balance des Schwerpunkts und wird meist wenig bewegt. Ein Bewegungsvergleich bei lokomotorisch unterschiedlich adaptierten Arten der Gattung *Dendrocygna* mittels Zeitlupenaufnahmen ergab nur geringfügige Unterschiede (RYLANDER & BOLEN, 1974).

Durch das alternierende Beschleunigen und Bremsen des Körpers beim Laufen wird den Beinen nicht nur periodisch mechanische Energie entzogen, sondern auch zugeführt. Dadurch ergibt sich die Möglichkeit, Muskelarbeit zu sparen, indem die von aussen am Bein geleistete Arbeit als Verformungsenergie elastischer Strukturen gespeichert wird. Vor allem die Sehnen und Aponeurosen, aber auch die Muskelfasern selbst sind hierzu in der Lage (CAVAGNA & CITTERIO, 1974).

5.2.2. Schwimmen

Beim Schwimmen wird das Körpergewicht durch den Auftrieb des Wassers getragen. Die Beine brauchen nur noch für den Vortrieb und die Steuerung zu sorgen. Die Paddelbewegung der Füße konzentriert sich auf das Intertarsalgelenk (Abb. 12). Femur und Tibiotarsus werden erst bei schnellerer Bewegung eingesetzt. Um den Antrieb möglichst hinter den Körper zu bringen, wird das Femur gestreckter als beim Laufen gehalten und der Tibiotarsus in eine horizontale Position gebracht. Gewöhnlich arbeiten die Beine alternierend, bei schnell schwimmenden Schwämmen aber auch parallel. Die Paddelschlagfrequenz bleibt nach Untersuchungen an der Stockente (*Anas platyrhynchos*) unabhän-

gig von der Geschwindigkeit des Schwimmens praktisch konstant (PRANGE & SCHMIDT-NIELSEN, 1970). Maximale und optimale Geschwindigkeit relativ zum Wasser hängen vom Wellenwiderstand und damit stark von der Rumpflänge ab.

5.2.3. Tauchen

Grundsätzlich ist das Tauchen ein Schwimmen unter Wasser. Limitierende mechanische Faktoren sind hier jedoch Auftrieb und Strömungswiderstand. Vorteilhaft sind ein Stromlinienprofil des Körpers und ein dem Wasser möglichst nahekommendes spezifisches Gewicht. Da der Schwerpunkt des verdrängten Wassers bei den tauchenden Vögeln allgemein vor dem Körperschwerpunkt liegt, ruft die Auftriebskraft auch ein Drehmoment hervor, das den Körper vorne aufzurichten bestrebt ist (STOLPE, 1932). Dieses kann mit einem separaten Höhenruder, z.B. nach unten gerichteten Steuerfedern bei Kormoranen (DABELOW, 1925) oder durch direktes Gegensteuern der rudern den Füße kompensiert werden. In letzterem Fall muss die Wirkungslinie des Vorschubs genügend weit über dem Schwerpunkt liegen. Bei den Anatiden finden sich folgende Formen des Tauchens verwirklicht:

- a) Hundepaddeln: Die Beine werden in gleicher Weise wie beim Schwimmen alternierend und ohne besondere Abduktion bewegt. Zum Gegensteuern gegen das Auftriebsdrehmoment benötigt diese Antriebsweise eine steile, kopfabwärts gerichtete Körperlage, die sich für horizontalere Fortbewegungsrichtungen unter Wasser kaum eignet. Hundepaddeln wurde bei *Dendrocygna arcuata* beobachtet (FRITH, 1967).
- b) Grätschtauchen: Die Beine werden mit angezogenen (gebeugten)

Füssen im Kniegelenk um etwa $70 - 90^\circ$ nach aussen gedreht, worauf die Füsse gleichzeitig miteinander kräftig gestreckt und nach hinten geschlagen werden. In der Erholungsphase werden in umgekehrter Weise die Unterschenkel wieder einwärts rotiert und die Füsse mit zusammengelegten Zehen in die Ausgangslage nach vorn zurückgeführt (VESELOWSKY, 1952 und 1957). Der ganze Bewegungszyklus erfolgt ausserordentlich rasch und benötigt bei *A. fuligula* und *A. ferina* nicht mehr als $1/5$ Sekunde. Von blossen Auge ist er in allen Einzelheiten nicht aufzulösen, so dass die Angaben von HOWELL (1947), wonach die abduzierten Beine eine flossenähnlich undulierende Bewegung ausführen, zu bezweifeln sind.

Die starke Abduktion der Beine beim Grätschen führt zu einer hydrodynamisch günstigeren Körperorientierung unter Wasser als beim Hundepaddeln, da die Füsse das Auftriebsdrehmoment, auch in Zusammenarbeit mit den Steuerfedern, wirksamer kontrollieren können. Wie auch beim Hundepaddeln werden die Flügel in den seitlichen Flügeltaschen fest an den Körper gepresst, damit sie möglichst wenig Restluft enthalten und sich störungsfrei ins Stromlinienprofil einfügen.

c) Flügeltauchen: Auch durch das Ausbreiten der Flügel kann jedoch die Tauchleistung gesteigert werden, da einerseits die Flügeltaschen vollständiger entlüftet werden und andererseits die Flügel sich als effizientes Höhenruder verwenden lassen. Dabei werden sie gewöhnlich nicht ganz gestreckt, sondern bleiben im Handgelenk nach hinten gebeugt. Schliesslich können die Flügel auch aktiv am Antrieb teilnehmen, entweder rudern (BROOKS, 1945), oder nach dem Jet-Prinzip der Cephalopoden

(VESELOWSKY, 1952). Es wurde bei Anatiden jedoch noch nicht beobachtet, dass die Flügel den Antrieb allein übernehmen, sondern stets arbeiten sie mit den Beinen zusammen. Die Stossphasen beider Extremitätenpaare erfolgen bei *Melanitta fusca* synchron (HUMPHREY, 1957). Bei *S.mollissima* rudern die Füsse auch alternierend (HUMPHREY, 1958). Beim Flügeltauchen werden die Beine längst nicht so stark wie beim Grätschen abduziert, da sie keine Höhenruderfunktion ausführen müssen.

Die besten Taucher unter den Anatiden sind Grätschtaucher. Flügel werden, abgesehen vom spielerischen "Umherschliessen und Tauchen" im Rahmen des Badeverhaltens, allgemein nur auf der Flucht eingesetzt. Gewohnheitsmässig auf der Nahrungssuche wird es nur bei Meereseenten verwendet. Der grössere Auftrieb des höher salinen Meerwassers erfordert grössere Antriebsleistungen als unter entsprechenden Süsswasserbedingungen. Dem Flügeltauchen haftet damit bei den Anatiden ein gewisser Notbehelfscharakter an. Besonders nachteilhaft wirken sich möglicherweise die Wärmeverluste infolge der grösseren und schlechter isolierten Oberfläche aus.

Tab.2: Überblick über die charakteristischen Lokomotionsformen beim Nahrungserwerb

	Laufen	Schwimmen	Tauchen	ergänzende Bemerkungen
<i>Anseranas semipalmata</i>	immer	-	-	in Sumpfgebieten lebend
<i>Cygnus olor</i>	häufig	überwiegend	-	an Land schwerfällig
<i>Branta leucopsis</i>	fast immer	sehr selten	-	läuft ausdauernd
<i>Dendrocygna arcuata</i>	-	häufig	überwiegend	hundepaddelndes Tauchen beobachtet
<i>autumnalis</i>	überwiegend	sehr selten	sehr selten	an Land sehr behende, oft aufbaumend
<i>bicolor</i>	-	überwiegend	häufig	kaum je aufbaumend
<i>Nettapus pulchellus</i>	-	überwiegend	häufig	blässuhnartig tauchend, an Land unbeholfen
<i>Aix galericulata</i>	häufig	häufig	-	ähnlich Anas
<i>Tadorna ferruginea</i>	überwiegend	gelegentlich	-	schreitet gänseartig
<i>Anas platyrhynchos</i>	häufig	häufig	sehr selten	typische Schwimmenten, leicht
<i>crecca</i>	häufig	häufig	sehr selten	watschelnder Gang mit waagrechter
<i>supercilliosa</i>	häufig	häufig	?	Körperhaltung
<i>clypeata</i> ♀	sehr selten	überwiegend	-	an Land unbeholfener als andere Schwimmenten
<i>Aythya fuligula</i>	-	sehr selten	fast immer	an Land unbeholfen, mit aufrechter
<i>ferina</i>	-	gelegentlich	überwiegend	Körperhaltung laufend
<i>Bucephala clangula</i>	-	gelegentlich	überwiegend	Höhlenbrüter: mit aufrechter Körper-
<i>Mergus albellus</i>	-	-	immer	haltung, aber relativ geschickt laufend
<i>merganser</i>	-	-	immer	Fischjäger in flachen Gewässern; Höhlenbrüter
<i>Somateria mollissima</i>	-	gelegentlich	überwiegend	Flügeltaucher, an Meeresküsten lebend

5.3. Funktionelle Anpassung der Muskulatur

5.3.1. Muskeln vom Becken zum Femur

Bedingt durch das Körpergewicht haben die Hüftgelenkmuskeln an Land einer stärkeren Belastung des Hüftgelenks auf Flexion, Auswärtsrotation und Adduktion zu widerstehen als im Wasser. Eine direkte Kontrolle dieser Drehmomente ist nur dem M.glut. med.et min. und einem dorsalen Teil des M.iliotrochantericus post. möglich. Erwartungsgemäss sind diese beiden bei den Grätschtauchern allgemein schwach entwickelt. Die guten anserinen Läufer scheinen dieser Tendenz in bezug auf den M.ilio-troch.post. aber zu widersprechen. MILLER (1937), der gleiches feststellte, führte dies auf die räumliche Beschränkung dieses Muskels durch die Fossa iliaca dorsalis zurück, deretwegen der Muskel nicht im gleichen relativen Mass zunehmen könne wie die gesamte Beinmuskulatur, welche bei Läufern allgemein kräftiger entwickelt ist als bei Schwimmern und Tauchern. Da der Ursprung aber auch aponeurotisch erweitert werden kann, ist dies kaum der alleinige Grund. Eine überzeugendere Erklärung bietet sich an, wenn man neben den Volumina auch die Faserlänge und das Hebelverhältnis berücksichtigt. Im Vergleich zur interacetabulären Breite des Beckens stehen die Antitrochanter bei den langbeinigen läuferischen Formen weiter auseinander (Abb.13) und weisen mit ihren Gelenkflächen stärker nach ventral als bei den aquatischen Formen. Gegenüber der hydro-mechanisch günstigeren abduzierten Beinstellung letzterer erlaubt dies eine direktere Unterstützung des Schwerpunktes und damit eine Verringerung der beim Laufen notwendigen Wat-

schelbewegung. In Uebereinstimmung hiermit findet sich bei den Läufern eine Tendenz zur Verkürzung der Fasern dieses Muskels, welche die Verkleinerung des Volumens noch übertrifft, so dass der kaum direkt erfassbare physiologische Querschnitt des M.iliotroch.post. trotzdem eher leicht zunimmt.

Im Wasser sind die Beine vom Körpergewicht entlastet und in erster Linie dynamisch beansprucht. Im Hüftgelenk werden in relativ stärkerem Ausmass die Auswärtsdreher des Femurs gefordert, ein Zusammenhang, der klar beim M.ischiofemoralis zum Ausdruck kommt. Dieser ist der einzige femorale Auswärtsdreher mit gleichzeitig nennenswerter Wirkung als Strecker. Auch hier steht die Variation des Volumens in enger Beziehung zur Faserlänge. M.obt.int., der andere wichtige Auswärtsdreher, und M.iliotroch.ant.et med., der zweite Einwärtsdreher im Hüftgelenk, haben dagegen eine zusätzliche beugende Wirkung. Ihre Dimensionierung lässt kaum einen auffälligen Zusammenhang mit der lokomotorischen Spezialisierung erkennen. Ähnliches gilt auch für die quantitativ recht unbedeutenden M.iliacus und M.obturator externus. Zusammen mit den gelenknahen Portionen der anderen Hüftgelenkmuskeln fixieren sie den Femurkopf in der Gelenkpfanne des Acetabulums und regulieren dort die Lastverteilung. In diesem Sinne sind auch die craniale Erweiterung des M.ischiofem. und des M.obturator zu verstehen, welche nur bei grossen Formen mit relativ schmalem Becken gefunden wurden.

Die direkteste Kontrolle der Beugstellung des Femurs ist

von den Eingelenkmuskeln *M.add.long.et brev.* und *M.piriformis p.iliofem.* zu erwarten. Sofern der Schwanz stabilisiert ist, kann der *M.pirif.p.caudofem.* ihre Wirkung unterstützen. Seine direkte Verbindung mit dem Pygostyl lässt aber eher eine Rolle als Schwanzmuskel erwarten. Die Bemessung der beiden Piriformis-Muskeln zeigt keinen direkten Zusammenhang mit den lokomotorischen Gewohnheiten, was in Uebereinstimmung mit MILLER (1937) gegen eine besondere Bedeutung ihrer Rolle im Wasser spricht. Die beträchtliche Variabilität in der Faserarchitektur der *p.iliofemoralis* lässt den Einfluss der Arbeitsstellung des Femurs erkennen: Bei den aquatisch adaptierten Formen tendiert die Faserstruktur zur Vereinheitlichung und zu einer Orientierung in der Horizontalen, bei den anderen, lokomotorisch vielseitigeren Formen zu einer entsprechenden Diversifizierung in eine horizontaler gerichtete ventrale und eine stärker nach vertikal orientierte dorsale Portion.

Noch deutlicher ist der Zusammenhang zwischen Faserstruktur und lokomotorischer Spezialisierung beim *M.add.long.et brev.* Sein kurzfasriger craniomedialer Teil steht in sehr spitzem Winkel zum Femur und kann nur eine verhältnismässig kleine Komponente seiner Kraft zum Strecken des Femurs einsetzen, wobei der günstigste Hebel bei relativ gebeugter Stellung auftritt. Die Hauptkomponente seiner Kraft zieht den Femur ins Hüftgelenk und wirkt zentrifugalen Belastungen entgegen. Der langfaserige laterale Teil (*p.externa*) hat seinen günstigsten Hebel bei einer relativ gestreckten Femurstellung und ist direkter auf eine Streckung des Femurs hin ausgerichtet. Der stetige Uebergang zwischen diesen beiden Portionen durch die

caudomediale Portion spricht für eine enge funktionelle Verflechtung ihrer Rollen. Nach CRACRAFT (1971) besteht der M.adductor bei der Haustaube zu über 90% aus tonischen Fasern. CLARK und ALEXANDER (1975) errechneten aus Messungen mit einer Kraftplattform, dass dieser Muskel bei der Wachtel beim Laufen auf ebener, fester Unterlage keine Arbeit abgibt, sondern mechanische Energie aufnimmt, also bremst. Diese Befunde unterstützen die Auffassung, dass der M.adductor auch bei Anatiden vor allem stabilisierende Funktionen hat, wie Haltungskontrolle, Stossabsorption oder Sicherung des Hüftgelenks. Die Faseranordnung lässt dabei erwarten, dass p.interna eher beim Laufen, p.externa eher beim Schwimmen und Tauchen zur Geltung kommt. Gemessen am Gesamtvolumen ist M.adductor bei terrestrischer Lokomotion bedeutender als bei aquatischer, wo Haltungsaufgaben in den Hintergrund treten.

5.3.2. Muskeln vom Becken zum Tibiotarsus

Die bedeutendsten Strecker des Femurs sind der M.semitendinosus und der M.biceps femoris. Als Zweigelenkmuskeln sind sie zugleich auch wichtige Beuger des Tibiotarsus. Der M.semitend. bewirkt infolge seiner medialen Insertion in bezug auf die Längsachse auch ein einwärtsrotierendes, der M.bic.fem. dank seiner fibulären Insertion zugleich ein auswärtsrotierendes Drehmoment. Der Hebel des M.semitend. bezüglich Flexion im Kniegelenk ist deutlich kürzer und hängt wesentlich stärker von der Beinstellung ab als der des M.bic.fem. Gerade in der Stellung beim Schwimmen und Tauchen ist er besonders gering,

da der Tibiotarsus hierbei eine relativ parallele Lage zur Zugrichtung seiner Fasern hat. Zugleich bedeutet dies, dass der *M.semitend.* dazu befähigt ist, horizontale Schubkräfte teilweise direkt vom Tibiotarsus auf das Becken zu übertragen und so Knie, Femur und Hüfte zu entlasten. Diese aquatisch wichtige Funktion wird nicht nur durch sein grosses Volumen, sondern auch seinen nach caudal verlängerten Ursprung bei aquatisch adaptierten Formen unterstrichen (vgl. Beckenproportionen, Abb.13).

Der flexorische Kniehebel des *M.bic.fem.* ist dank der ausgleichenden Wirkung seiner Sehnenschlinge (*Ansa m.bic.fem.*) in einem weiten Bereich nur wenig von den Gelenkstellungen abhängig. Ueber die Sehnenschlinge wird auch stets eine Kraftkomponente direkt auf den Femur übertragen, so dass Femur und Tibiotarsus im Knie zusammengezogen und gegen Bänderdehnung gesichert werden, worin ein weiterer wichtiger Unterschied zur Wirkung des *M.semitend.* besteht. Der coxale Hebel des *M.bic.fem.* ist infolge des cranialeren Ursprungs wesentlich kürzer als bei letzterem, das Hebeloptimum liegt in einer gebeugteren Stellung. Die femurnahe Lage hat wie beim *M.add.p. int.* eine starke zentripetale Zugwirkung zur Folge. Insgesamt entspricht der *M.bic.fem.* daher eher den Anforderungen des Laufens, v.a. beim Vorschwingen und Aufsetzen des Beins, als denen aquatischer Fortbewegung.

Der Gegensatz zum *M.semitend.* spiegelt sich weniger in der Volumina an sich, als in ihrem Verhältnis wider. Die absolute Mächtigkeit beider Muskeln scheint mehr von der Intensität der lokomotorischen Aktivität als von ihrer Form abzuhängen.

MILLER (1937) und RAIKOW (1970) stellten bei diesen beiden Muskeln auch einen leichten Trend zur Vergrösserung des sog. "mechanischen Vorteils" (Kraftarm : Lastarm, ausgedrückt durch das Verhältnis von Insertions- und Tibiallänge) als Zeichen aquatischer Spezialisierung fest und interpretierten dies als Anpassung an Kraftentfaltung auf Kosten von Geschwindigkeit. Diese Deutung ist schon deshalb fragwürdig, weil sie davon ausgeht, dass allein der Knie- und nicht auch der Hüftgelenkhebel von adaptiver Bedeutung für die beiden Muskeln ist, und dass sich der Lastarm unabhängig von der Lokotionsform durch die Tibiotarsuslänge repräsentieren lässt. Beim *M.bic.fem.* kommt hinzu, dass der tibiale Kraftarm stärker durch die Dimensionierung der Sehnenschlinge, als durch die Lage des *Tub. m.bic.fem.* bestimmt wird. Die hier festgestellten, lediglich geringen Unterschiede in der Insertionslänge des *M.bic.fem.* besagen daher wenig (Tab.5).

Im Fall des *M.semitendinosus* ist die Variation der Insertionslänge deutlicher und folgt im wesentlichen dem zitierten Trend. Ein Vergleich der unterschiedlichen Belastungssituationen im Kniegelenk führt aber zu einer anderen Erklärung: Beim Laufen wird das Knie durch die Bodenkraft meistens auf Beugung beansprucht (CLARK & ALEXANDER, 1975). Ein grosser Kniegelenkhebel des *M.semitend.* wäre daher kontraproduktiv zu seiner Rolle als Femurstrecker. Im Wasser ist der Schub der Füsse jedoch eher auf Extension des Kniegelenks hin gerichtet. Ein grösserer *Semitendinosus*-Hebel ist zur Kompensation dieses Drehmoments hier folglich von Vorteil.

Eine Verschiebung der effektiven Hebellänge kann aber auch

auf indirekte Weise erzielt werden, indem ein Teil der Semitendinosus-Rolle durch andere Femurstrecker mit geringerer Kniebeugewirkung übernommen wird. Eine solche Deutung drängt sich jedenfalls bei *D.autumnalis* auf, deren *M.semitendinosus* einen für eine läuferisch adaptierte Form auffallend langen Kniehebel, aber nur geringes Volumen hatte, während gleichzeitig der caudale Teil des *M.iliotibialis* ungewöhnlich kräftig entwickelt war.

Gemeinsam mit dem *M.semitendinosus* inseriert auch der *M.semimembranosus*. Sein Hebeloptimum liegt aber wegen der cranio-ventraleren Ursprungslage bei einer weit gebeugteren Stellung. CRACRAFT (1971) fand bei der Haustaube (*Columba livia*) einen relativ hohen Anteil (knapp 50%) tonischer Fasern. In gewisser Hinsicht vermittelt der *M.semimembranosus* damit zwischen dem *M.semitendinosus* und dem *M.add.p.ext.* Ein adaptiver Zusammenhang mit der Lokotionsform ist in seiner Variation nicht zu erkennen.

Der *M.iliotibialis* unterstützt in seinen Funktionen als Auswärtsdreher, Auswärtsschwenker und Strecker des Tibiotarsus die Wirkung des *M.femorotib.ext.et med.* Sein präacetabulärer cranialer Teil abduziert zugleich das Femur. Der postacetabuläre caudale Teil bewirkt dagegen eher eine leichte Adduktion, wichtig in bezug auf das Femur ist er jedoch nur als Extensor. Die unterschiedliche Ausprägung des *M.iliotibialis* bei verschiedenen Formen geht hauptsächlich auf das Konto des caudalen Teils. Allgemein tendiert er bei aquatischer Anpassung zur Reduktion. Umgekehrt kann er bei Läufern sehr kräftig ausgeprägt sein (*D.autumnalis*) oder auch fehlen (*B.leucopsis* und andere Anserini). Die adaptive Bedeutung dieser Variation

ist schwer zu beurteilen. Die Beziehung zum M.semitendinosus, die hier wahrscheinlich hineinspielt, wurde bereits angeschnitten.

Der M.sartorius ist als wirkungsvollster Femurbeuger zu gleich auch Extensor des Tibiotarsus. Weniger von Bedeutung ist er als Einwärtsdreher des Tibiotarsus und als Adduktor des Femurs. Seine Wirkungsweise prädestiniert ihn zum Vorziehen des Beins sowohl in der Schwungphase des Laufens, als auch in der Erholungsphase des Schwimmens und Tauchens. Dementsprechend fehlt auch ein näherer Zusammenhang zwischen der Dimensionierung dieses Muskels und der lokomotorischen Adaptation.

Der M.ambiens verfügt als Extensor und Adduktor des Femurs, sowie als Extensor des Tibiotarsus jeweils nur über einen sehr geringen Hebel, der zudem stark von der betreffenden Gelenkstellung abhängig ist. Am wirksamsten ist er bei stark gebeugtem und abduziertem Femur, sowie bei gestrecktem Tibiotarsus. Als Extensor des Femurs kommt praktisch nur sein caudaler Teil in Betracht. Der craniale Teil übt einen überwiegend zentripetalen Zug aus. In der Untergliederung des M.ambiens besteht eine gewisse Analogie zu der des M.add.long.et brev.

Die Besonderheit des M.ambiens besteht in seiner direkten Verknüpfung mit dem Ursprung der lateralen Flexor-perforatus-Köpfe. Da es sich um eine Hintereinanderschaltung handelt, ist eine kraftmässige Unterstützung ausgeschlossen. Eine bloss passive Wirkung im Sinne eines Sehnenautomatismus wäre aber energiesparender auch über ein kollagenes Band zu bewerkstelligen. Der Sinn dieser Konfiguration ist nur zu verstehen, wenn die einen Muskel auszeichnende Fähigkeit der aktiven Längen-

kontrolle dabei eine wesentliche Rolle spielt. Diese Eigenschaft erlaubt es dem M.ambiens aber, die Lage des Kontraktionsbereichs der Zehenbeuger in bezug auf die Stellung der Beingelenke zu verschieben, sowie die Zuggeschwindigkeit ihrer Sehnen zu beeinflussen. Möglicherweise dient er daher der funktionellen Entflechtung von Zehenkontrolle und intertarsaler Extension. Die Unterschiede in der Mächtigkeit dieses Muskels deuten auf eine grössere Bedeutung seiner Wirkung beim Schwimmen und Tauchen hin.

5.3.3. Muskeln vom Femur zum Tibiotarsus

Mehrgelenkmuskeln eignen sich im Vergleich zu Eingelenkmuskeln schlecht zur Kontrolle einer Gelenkstellung, da ihre Länge mit der Stellung mehrerer Gelenke verknüpft ist. Die einzigen Eingelenkmuskeln über dem Kniegelenk sind aber der M.femorotibialis ext.et med. als Strecker und Auswärtsdreher (bzw. -schwenker) und der M.femorotibialis internus als Einwärtsdreher (bzw. -schwenker). Beim Laufen finden im Kniegelenk relativ ausgiebige Extensions- und Flexionsbewegungen statt. Da sich das Kniegelenk von der Seite betrachtet in unmittelbarer Nähe des Körperschwerpunktes befindet, sind die dabei auftretenden Drehmomente jedoch relativ gering (STOLPE, 1932; CLARK & ALEXANDER, 1975). Stärker ins Gewicht als im Hüftgelenk fallen dagegen wegen des grösseren seitlichen Abstandes die adduzierenden Drehmomente der äusseren Last. Beim Schwimmen fällt die gravitationsbedingte statische Lastkomponente dahin, beim Tauchen verkehrt sie sich infolge des Auftriebs sogar leicht in ihr Gegenteil. Ausserdem wird das Knie wie bereits erwähnt im Wasser stärker extensorisch als auf dem Land belastet. Diese unterschiedlichen adaptiven Bedingungen spiegeln sich deutlich in der unterschiedlichen Mächtigkeit des M.femorotib.ext.et

med. bei aquatischen und terrestrischen Formen wider, während die Variation des M.femorotib.int. sich vornehmlich in der Faserlänge ausdrückt, worin sich eine gewisse Analogie zur proximalen Hüftmuskulatur feststellen lässt.

5.3.4. Muskeln vom Femur und Tibiotarsus zum Tarsometatarsus

Der mächtigste Strecker des Tarsometatarsus ist der M.gastrocnemius. Sein tibialer Kopf (p.int.) ist neben dem M.plantaris auch der einzige Eingelenkmuskel mit dieser Wirkung und deshalb wichtig für Haltungs- und Stabilisierungsaufgaben. P.ext. und p.med., die femoralen Köpfe, sind dagegen gleichzeitig Beuger des Tibiotarsus im Kniegelenk, die p.med. allerdings nur mit minimem Hebel. Diese Koppelung ermöglicht es ihnen, flexorische Drehmomente vom Intertarsalgelenk zum Kniegelenk, bzw. extensorische Drehmomente in umgekehrter Richtung zu übertragen.

P.externa zeigt eine deutliche adaptive Tendenz im Zusammenhang mit aquatischer Spezialisierung, ihre Ursprungslänge (Distanz vom proximalen (dorsalen) Rand des Ursprungs bis zum distalen Ende des Condylus lateralis) und damit seinen Kniegelenkhebel zu vergrößern (Tab.5). Dies lässt sich plausibel auf die grössere extensorische Beanspruchung des Knies im Wasser zurückführen. Im Volumen variiert der M.gastrocnemius in allen Teilen uneinheitlich. Sowohl bei Läufern, als auch bei Tauchern kann er relativ zur übrigen Beinmuskulatur besonders mächtig entwickelt sein, insbesondere p.interna. Das Verhältnis von p.int. und p.ext. hängt ebenfalls nicht sehr eng mit dem lokomotorischen Spezialisierungstyp zusammen, sondern höchstens indirekt über die Orientierung der intertarsalen Gelenkachse, welche die optimale gemeinsame Wirkungslinie zwischen ihnen festlegt (RUEGGEBERG, 1960).

Wie beim *M.bic.fem.* und beim *M.semitendinosus* ist auch beim *M.gastrocnemius* der "mechanische Vorteil" in seiner adaptiven Bedeutung zweifelhaft. Zwar zeigt das Verhältnis der Insertionslänge (Höhe des medialen Hypotarsusgrates) zur maximalen Tarsometatarsuslänge den auch von MILLER (1937) und RAIKOW (1970) beobachteten Trend einer Zunahme in Richtung aquatischer Spezialisierung, doch verschwindet dieser Trend praktisch, wenn anstelle der Tarsometatarsuslänge die gesamte Fusslänge (Tarsometatarsus + Mittelzehe ohne Krallen) als Lastarm eingesetzt wird, was zumindest unter aquatischen Bedingungen ebenso sinnvoll ist. Eine Anpassung an Kraftentfaltung, die ein grosser mechanischer Vorteil ergeben soll, ist erst recht nicht zu sehen, wenn man auch die ausgeprägte Variation der mittleren Faserlänge betrachtet, die im Situs bereits durch die teilweise sehr unterschiedliche relative Ausdehnung der Aponeurosen auffällig zutage tritt. Wie auch bei praktisch allen anderen Streckern über dem Intertarsalgelenk ist für aquatische Spezialisierung ein Trend zur Verlängerung der Muskelfasern charakteristisch, der eher für eine Anpassung an höhere Kontraktionsgeschwindigkeit und an einen breiteren Kontraktionsbereich spricht als an grössere Kraftwirkung. Eine solche Adaptation lässt sich auch einleuchtend aus den unterschiedlichen mechanischen Bedingungen aquatischer und terrestrischer Lokomotion heraus begründen, deren Einfluss gerade beim Intertarsalgelenk als bedeutendstem Antriebszentrum prägnant zum Ausdruck kommen:

Im Wasser ist die Last, unter der die Kontraktionen der intertarsalen Strecker stattfinden, vom hydromechanischen Widerstand her bedingt und daher unmittelbar geschwindigkeitsabhängig.

Ausgiebige Paddelbewegungen erfordern damit einen entsprechend breiten Leistungsbereich der Muskeln. An Land ist ihre Belastung dagegen in erster Linie gravitations- und trägheitsbedingt und tritt meist ausser Phase mit der Geschwindigkeitsrhythmik der Bewegungen auf: Phasen hoher Last, aber geringer Veränderung der Gelenkstellung wechseln mit solchen rascher Schwungbewegungen unter niedriger Last. Dieser Konzentration der Belastung auf einen engen Bereich der ganzen Bewegung sind kurzfasrige, gefiederte Muskeln angepasst. Eine ähnliche Anpassung liesse sich wohl auch über eine entsprechende Vergrösserung der Hebel erreichen, gerade unter terrestrischen Bedingungen ist aber eine hohe Muskel- und Sehnenbelastung günstig, da auf diese Weise ein grösserer Betrag an elastischer Energie gespeichert werden kann (s. 5.2.).

Der *M.gas.p.med.* ist im Vergleich zu den beiden anderen Köpfen des *M.gastrocnemius* von ebenso untergeordneter Bedeutung wie der *M.plantaris*. Seine Reduktionstendenz bei manchen Formen (*A.ferina*, *N.pulchellus* u.a.) ist schwer zu begründen. Knie-interne Lastumverteilungen mögen eine wichtige Rolle spielen, eventuell auch die räumliche Ausdehnung der benachbarten Zehenbeuger. *M.plantaris* variiert ebenfalls relativ uneinheitlich. Die funktionelle Bedeutung seiner Spannwirkung auf den Tibialknorpel bleibt auch hier unklar (vgl. CRACRAFT, 1971).

M.per.long. bildet bezüglich seiner intertarsalen Insertion das laterale Gegenstück zum *M.plantaris*. Sein extensorischer Hebel ist aber bescheidener, und eine völlige Streckung des Intertarsalgelenks wird ihm durch die Ligamente des Tibialknorpels verunmöglicht. Ueber seine andere Insertion ist der *M.peronaeus longus* zusammen mit dem *M.fl.perf.dig.III* auch ein Beuger der Mittelzehe.

Als solcher kommt er aber nur bei gestreckter, bzw. überstreckter Zehenstellung zur Geltung, da die proximale Insertion der distalen nur wenig Spielraum lässt. Da der distal ansetzende Sehnenzweig das Intertarsalgelenk in Höhe der Gelenkachse passiert, ist er in bezug auf die Extension oder Flexion des Tarsometatarsus praktisch neutral; hingegen wirkt er leicht einwärtsrotierend (bzw. -schwenkend) und vermag so die lateralen Ligamente des Intertarsalgelenks zu entlasten. Der *M.per.long.* ist damit auf stabilisierende Aufgaben zugeschnitten, wie sie vornehmlich an Land zu erfüllen sind. Sein bei guten Läufern besonders grosses Volumen entspricht dieser Erwartung.

Der wichtigste Einwärtsdreher des Tarsometatarsus ist der *M.peroneus brevis*. Rotationsbewegungen sind im Intertarsalgelenk zwar nur begrenzt, aber doch in spürbarem Ausmass möglich, umso mehr, je stärker es gleichzeitig gebeugt ist. Bei gestrecktem Gelenk werden sie durch den Bandapparat, der dann maximal gespannt ist, vollständig unterbunden. Trotz seiner geringen Grösse kann mit einer beträchtlichen Kraftentfaltung gerechnet werden, da die Fasern nur kurz und daher zahlreich sind. Volumen und Faserlänge variieren bei den verschiedenen Formen jedoch wenig.

Keine engere Beziehung zu einer der lokomotorischen Grundformen zeigt auch der *M.popliteus*, ein noch kleinerer, aber wiederum relativ kräftiger, kurzfasriger Muskel, der als einziger Tibiotarsus und Fibula direkt miteinander verspannt. Da der Kopf der Fibula im Kniegelenk fest fixiert ist, bewirkt seine Verkürzung eine Einwärtsdrehung des Tibiotarsus. Im Unterschied zum *M.femorotibialis* ist seine Wirkung unabhängig von der Beugstellung des Kniegelenks. Am ehesten kann ihm eine Rolle bei

der Feinregulierung von Bewegungen und Aufgaben der Haltungskontrolle zugeschrieben werden.

Funktionell spiegelbildlich zum M.gastrocnemius verhält sich der M.tibialis anterior: Sein tibialer Kopf steht als einziger eingelenkiger Beuger des Tarsometatarsus dem M.gas.p.int. gegenüber, während sein femoraler Kopf zugleich Kniestrecker und damit direkter Antagonist des M.gas.p.ext. und des M.gas.p.med. ist. Zum Vorziehen und Halten des Fusses ist der M.tib.ant. gemessen an seinem Volumen bei allen Lokomotionsformen etwa gleich bedeutend.

5.3.5. Muskeln vom Femur und Tibiotarsus zu den Zehen

Der einzige Zehenstrecker von Bedeutung ist der M.extensor digitorum longus. Eine differenzierte Wirkung in bezug auf einzelne Zehen ist ihm dabei nur indirekt in Kooperation mit der antagonistischen Flexormuskulatur möglich. Als Beuger des Tarsometatarsus hat der M.ext.dig.long nur einen relativ geringen Hebel im Vergleich zum M.tib.ant. Aktives Strecken der Zehen ist an Land vor dem Aufsetzen des Fusses und im Wasser hauptsächlich zum Gegensteuern und Bremsen erforderlich. Bei aquatischer Adaptation zeigt er eine Zunahme seiner Mächtigkeit, die mit einem entsprechenden Trend zur Verlängerung der Fasern verbunden ist. Seine adaptive Bedeutung ist dieselbe wie beim M.gastrocnemius (s.O.).

Die langen Zehenbeuger vom Femur und Tibiotarsus sind zugleich Strecker des Tarsometatarsus. Ihre Verbindungen zum Femur oder über den M.ambiens zum Becken ermöglichen zwar vielfältige Sehnenautomatismen, auf die Drehmomentverteilung im Knie-, bzw. Hüftgelenk üben sie jedoch keinen nennenswerten Einfluss aus.

Die Belastung der Zehen ergibt sich an Land aus dem Festhalten des Fusses an einer Unterlage und aus dem Abstützen und -federn des Körpergewichtes. Sie konzentriert sich auf die Mittelzehe und die proximalen Phalangen, sowie die Krallen. Im Wasser werden die Zehen zum Aufspannen der Schwimmhäute gegen den Druck des Wassers benutzt. Ihre Belastung ist gleichmässiger auf die ganze Fussfläche verteilt. Diese unterschiedlichen Belastungsfälle spiegeln sich bereits deutlich in der Anpassung der Skelettproportionen des Fusses wider (Tab.6). Bei aquatischer Spezialisierung wird die Paddelfläche nicht einfach nur vergrössert, sondern auch umgestaltet, indem die seitlichen Vorderzehen im Verhältnis stärker verlängert werden als die mittlere, und von den beiden seitlichen die äussere stärker als die innere. Bei den tauchenden Formen wird die Mittelzehe sogar zur absolut längsten Zehe. Innerhalb der einzelnen Zehen nehmen, abgesehen von den Unguinalphalangen, die distaleren proportional mehr zu als die proximaleren (Tab.8). Die einzige Ausnahme zu dieser Regel bildet wie bei MILLER (1937) das Verhältnis der dritten zur vierten Aussenzehephalanx. Auffallend sind die grossen Füsse der sonst eher läuferisch proportionierten Dendrocygnini. Diese sind als Anpassung an das hindernisreiche, meist wenig tragfähige Substrat ihres Sumpf- und Flachwasserhabitates zu verstehen. Auf der anderen Seite zeigt M.merganser, der extremste Taucher des vorliegenden Spektrums, im Vergleich zu anderen Tauchern verhältnismässig läuferische Proportionen, was sich mit HOERSCHELMANN (1971) auf den mit häufigen Sprints an der Wasseroberfläche verbundenen Jagdstil dieser piscivoren Form zurückführen lässt.

Da jedes Zehenglied jeweils nur durch eine Flexorsehne ver-

sorgt wird, ist eine eindeutige Beziehung zwischen Zehen- und Muskelbeanspruchung anzunehmen, so dass es kaum überrascht, wenn dieselben adaptiven Trends wie in den osteologischen Proportionen auch in der Mächtigkeit der Zehenbeugermuskulatur zum Ausdruck kommen:

So sind die distal, d.h. subunguinal inserierenden Zehenbeuger bei aquatischen Formen relativ am stärksten ausgeprägt. Zugleich sind dies auch die Muskeln mit dem grössten Hebel bezüglich des Intertarsalgelenks. Umgekehrt zeigen die proximal und unguinal inserierenden Muskeln keine solche, bzw. sogar eine eher umgekehrte Adaptationstendenz. [Dabei ist die relative Vergrösserung der perforierten Zehenbeuger bei aquatischer Anpassung in den medialen Köpfen stärker als in den lateralen, woraus sich eine entsprechende Verschiebung ihrer gemeinsamen Wirkungslinie nach medial und auch etwas nach posterior ergibt, entsprechend analogen Umverteilungen in der Hüftmuskulatur (*M.semitendinosus*/*M.biceps femoris* etc.)]. Teilweise lässt sich die Beziehung zwischen Skelett- und Muskelproportionen bis ins Detail verfolgen, z.B. beim Vergleich der beiden läuferischen Formen *D.autumnalis* und *B.leucopsis*.

5.3.6. Muskeln vom Tarsometatarsus zu den Zehen

Die kurzen Zehenmuskeln besitzen vermutlich ausschliesslich Haltefunktionen. Eine aktive Rolle im Rahmen der Lokomotion ist ihnen angesichts ihrer geringen Grösse kaum zuzutrauen. Die Abduktoren und Adduktoren der seitlichen Vorderzehen (*M.abd.dig.II*, *M.add.dig.II*, *M.abd.dig.IV* und *M.ext.brev.dig.IV*) sind mit ihren zahlreichen kurzen Fasern zwar zu relativ kräftigen Kontraktionen

befähigt, haben aber auf die Extension, bzw. Flexion der jeweiligen Zehengrundgelenke praktisch keinen Einfluss. Im Hinblick auf ihre gelenknahe Insertion sind sie als mobile Ligamente zu werten, die die Zehenspreizung kontrollieren. Ihre Ausdehnung und Mächtigkeit lässt auf eine grössere Beanspruchung beim Laufen schliessen. Dabei spielt auch die Grösse des Fusses eine Rolle. In analoger Weise variieren die schwachen Hallux-Muskeln (M.ext.hall.long. und M.fl.hall.brev.) in enger Beziehung zur Stärke und funktionellen Bedeutung des Hallux.

Der M.lumbricalis erfüllt seiner Anordnung nach vermutlich eine ähnliche Aufgabe wie die elastischen Nebeninsertionen des M.fl.dig.long., welche als Zubehör zu den SCHAFFERSchen Sehnensperrvorrichtungen anzusehen sind. Für diese Interpretation spricht weiter, dass der M.lumbricalis parallel mit den Sperrmechanismen reduziert und durch elastisches Bindegewebe ersetzt wird. Ebenfalls zur Reduktion bei aquatischer Adaptation tendiert der M.ext.prop.dig.III, da im Wasser eine unabhängige Extension der Mittelzehe weniger erforderlich ist als an Land und bei den Anatidae durch die Schwimmhäute sowieso bereits weitgehend eingeschränkt wird.

6. Taxonomische Diskussion

Die ausserordentliche strukturelle Homogenität in der Beinmuskulatur bestätigt die einleitend gemachte Feststellung, dass die Anatiden als eine sehr geschlossene Gruppe mit sehr hohem Verwandtschaftsgrad untereinander betrachtet werden müssen.

Umso stärker kontrastieren die Verhältnisse bei der Spaltfussgans (*Anseranas semipalmata*). Sie ist die einzige Form, bei der markante Unterschiede im Grundmuster der bindegewebigen Matrix der Muskulatur gefunden wurden und nicht nur eine Variation in der Feinstruktur und den Proportionen. Die Existenz eines *M.semitendinosus accessorius* ist ein interessantes Merkmal in bezug auf die oft postulierte verwandtschaftliche Beziehung der Anatiden zu den Anhimiden, da RUCK (1949) bei *Chauna torquata* (Oken) eine Erweiterung des *M.gastrocnemius p.med.* beschreibt, die sich mit den Verhältnissen bei *A.semipalmata* vergleichen lässt. In der Struktur des Flexor-perforatus-Komplexes unterscheiden sie sich aber auch wieder deutlich voneinander. Bemerkenswert ist aber, dass alle diese Merkmale auch typisch für Galliiformes sind (HUDSON, LANZILOTTI & EDWARDS, 1959). FRITH (1967) glaubt, ohne allerdings auf myologische Merkmale einzugehen, *Anseranas* mit ihren Sondermerkmalen als das Resultat einer Entwicklung ansehen zu dürfen, welche bei der Anpassung einer Anatiden-Art an die Lebensbedingungen eines Sumpfhabitates quasi zwangsläufig zu erwarten sei. Der taxonomische Wert ihrer Sondermerkmale sei daher gering. In bezug auf die Beinmuskulatur ist diese Ansicht jedoch nicht vertretbar, da keine andere Anatidenart bisher bekannt ist, die ähnliche Abweichungen in der Konfigura-

tion ihrer Beinmuskulatur aufweist. Eine Ausnahme bildet nicht einmal die völlig terrestrisch lebende Hawaiigans (*Nesochen sandvicensis*) oder die *Denrocygnini*, welche teilweise ähnliche Habitate besiedeln. *Anseranas* steht daher deutlich abseits von den übrigen Anatidae und stellt möglicherweise eine Uebergangsform zu den Galliformes dar.

Anseranas am nächsten unter den Anatiden steht nach verbreiteter Auffassung (DELACOUR & MAYR, 1945; JOHNSGARD, 1961a; PETERS, 1976) der monophyletische Tribus der *Dendrocygnini*. Ihre Ähnlichkeiten sind aber im allgemeinen oberflächlich wie z.B. in den Proportionen. Der Besitz wohlentwickelter Schwimmhäute und eines hochdifferenzierten Seihschnabels sprechen dafür, dass ihre Stammlinie ein Stadium aquatischer Spezialisierung durchschritten hat, das deutlich über jenes von *Anseranas* hinausgeht. Da andererseits auch solche *Dendrocygna*-Arten mit überwiegend aquatischer Ernährungsweise eher laufadaptierte Beinskelettproportionen aufweisen, ist ihre Radiation vermutlich von einem Stadium ausgegangen, das etwa der amphibischen Lebensweise von *D. autumnalis* entspricht.

Während *Dendrocygna*, v.a. *D. autumnalis*, den Läuferotyp vegetationsreicher Sumpfhabitate repräsentiert, welcher Gewandtheit im Balancieren und im Ueberwinden von Hindernissen zeigt, ist *Branta leucopsis* eher der Läufer des offenen Geländes. Konvergenzen in ihren myologischen Laufanpassungen sprechen gegen eine unmittelbare Verwandtschaft dieser anserinen Gattungen. Erwähnt seien die Struktur des *m. adductor long. et brev.* oder die Variation der Femurstrecker *M. semitendinosus* und *M. iliotibialis*.

Während sich die Dendrocygnini myologisch durch viele kleine Besonderheiten als Tribus gut charakterisieren lassen, ist eine Abgrenzung der Anserini in dieser Hinsicht schwierig, insbesondere unter Einbeziehung der Ergebnisse von RUCK (1949). Auffällig war, dass viele der *Branta leucopsis* und *Cygnus olor* gemeinsamen Modifikationen in ähnlicher Form auch bei *Mergus merganser* zu finden waren, was sich genealogisch kaum begründen lässt und daher auf Konvergenz beruhen dürfte (vgl. *M.femorotibialis internus*, *M.obturator internus/externus* oder *M.iliotibialis*). Wahrscheinlich beruhen diese Aehnlichkeiten auf einem ähnlichen körperinternen Anpassungsmilieu, welches u.a. durch die Körpergrösse und ihre Proportionen beeinflusst wird.

Unter den Anatinae nimmt *Nettapus pulchellus* eine Sonderstellung ein, in erster Linie wegen des fehlenden Vinculums der Mittelzehenbeuger und der Umverteilung zwischen *M.fl.perf.dig.II* und *M.fl.hall.long*. Das hohe Ausmass möglicher intraspezifischer Variabilität in solchen Merkmalen mahnt zwar zur Vorsicht, jedoch kann schon die Häufigkeit und das Ausmass dieser Modifikationen als Indiz einer relativ eigenen Stellung dieser Art im hier verglichenen Spektrum gewertet werden. Andere Merkmale wie der ursprüngliche Bau der Trachea (JOHNSGARD, 1961b) oder die abweichende Zusammensetzung des Bürzeldrüsensekrets (EDKINS & HANSEN, 1971) unterstützen diese Auffassung. Besonders fragwürdig wird dadurch zugleich die gemeinsame Gruppierung von *Nettapus pulchellus* und *Aix galericulata* im selben Tribus. Zwar ist der Tribus der Cairini teilweise bewusst als "Sammelbecken" von isoliert stehenden und als ursprünglich geltenden Formen der Anatinae konzi-

piert worden, gerade im Fall von *Aix galericulata* befriedigt jedoch eine solche Lösung aus myologischer Sicht nicht. Vorziehen wäre hier eher eine gemeinsame Gruppierung mit *Tadorna ferruginea* und den Anatini der Gattung *Anas*, da alle diese Formen auch in Details ihrer Beinmuskulatur nur wenig voneinander abwichen. Eine sehr enge Beziehung zu diesen liegt auch im Falle der Aythini nahe, sowie mit Einschränkungen bei *Somateria mollissima*. Die anderen Mergini, *Bucephala clangula*, *Mergus albellus* und *Mergus merganser*, nehmen eine wachsende phänetische Distanz ein, die sich durch die lokomotorische Spezialisierung auf Grätschtauchen begründen lässt, aber keine näheren genealogischen Rückschlüsse erlaubt.

7. Zusammenfassung

Die Familie Anatidae (Ordn. Anseriformes, Kl. Aves) bildet eine Gruppe sehr nahe miteinander verwandter, aber in ihren Lebensgewohnheiten ausserordentlich diversifizierter Formen. Entsprechend ihrer Ernährungsspezialisierung haben sich diese in sehr unterschiedlichem Grad an die Lokomotionsformen des Laufens, Schwimmens und Tauchens angepasst. An 31 Vertretern aus 19 Arten wurden bezüglich Faserarchitektur und quantitativen Merkmalen der Beinmuskulatur enge Beziehungen zur lokomotorischen Spezialisierung festgestellt, insbesondere bei den Muskeln der distalen Beinsegmente. So sind bei aquatisch adaptierten Formen die Zehenbeugermuskeln zu den lateralen Zehen und zu den distalen Phalangen besonders stark entwickelt. Gegenüber terrestrischen Formen ist bei ihnen auch die Wirksamkeit der Kniebeuger im Verhältnis zu den Kniestreckern deutlich erhöht. Die Muskelfasern zeigen vornehmlich bei den Antriebsmuskeln einen parallel zum Grad der aquatischen Spezialisierung verlaufenden Trend zur Verlängerung, welcher sich aus einer zunehmend dynamischeren Beanspruchungsart erklären lässt.

Die läuferisch habileren Formen der Gattungen *Branta* und *Dendrocygna* zeigen Merkmale einer konvergenten Entwicklung ihrer Laufanpassung. Das strukturelle Grundmuster der Beinmuskulatur variiert aber im allgemeinen kaum. Stark abseits von allen anderen Anatiden steht allein die Spaltfussgans (*Anseranas semipalmata*), deren Muskelkonfiguration in vielerlei Hinsicht Verhältnissen entspricht, wie sie bei Galliformes gefunden wurden. Im übrigen sind die myologischen Merkmale der Hinterextremität für die Rekonstruktion genealogischer Beziehungen innerhalb der Anatidae nur von beschränktem Wert.

8. Literatur

- ALEXANDER, R.McN.: Mechanics and scaling of terrestrial locomotion. In: Scale effects in animal locomotion, Pedley, T.J. (Ed.), Academic Press, London 1977.
- BAUMEL, J.J., (Ed.): Nomina Anatomica Avium. Academic Press, London 1979.
- BOCK, W.J.: The avian skeletomuscular system. In: Avian biology, vol.4, Farner, D.S. and King, J.R. (Eds.), Academic Press, New York and London 1974.
- The definition and recognition of biological adaptation. Am. Zoologist 20 (1980), 217 -227.
- BROOKS, A.: The under-water actions of diving ducks. Auk 62 (1945), 517 - 523.
- CAVAGNA, G.A. und CITTERIO, G.: Effects of stretching on the elastic characteristics and the contractile component of frog striated muscle. J. Physiol. (Lond.) 239 (1974), 1 - 14.
- CLARK, J. und ALEXANDER, R.McN.: Mechanics of running by quail (Coturnix). J.Zool.(Lond.) 176 (1975), 87 - 113.
- CRACRAFT, J.: The functional morphology of the hind limb of the domestic pigeon, Columba livia. Bull.Am.Mus.Nat.Hist. 144 (1971), 173 - 268.
- DABELOW, A.: Die Schwimmanpassung der Vögel. Ein Beitrag zur biologischen Anatomie der Fortbewegung. Morph. Jb. 54 (1925), 288 - 321.
- DELACOUR, J. und MAYR, E.: The family Anatidae. Wilson Bull. 57 (1945), 4 - 54.
- EDKINS, D. und HANSEN, I.A.: Wax esters secreted by the uropygial gland of some Australian waterfowl, including the magpie goose. Comp. Biochem. Physiol. 41B (1972), 105 - 112.
- FRITH, H.J.: Waterfowl in Australia. East-West Center Press, Honolulu 1967.

- GADOW, H. und SELENKA, E.: Vögel. I. Anatomischer Theil. In Bronn's "Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs in Wort und Bild", 6.Bd., 4.Abt., (1891).
- GEORGE, J.C. und BERGER, A.J.: Avian myology. Academic Press, New York and London 1966.
- HERRING, S.W.: Functional design of cranial muscles: comparative and physiological studies in pigs. Am. Zoologist 20 (1980), 283 - 293.
- HOERSCHELMANN, H.: Proportionsvergleich am Skelett von Anatiden. Zool. Anz. 186 (1971), 163 - 188.
- HOWELL, A.B.: The foot action of swimming ducks. Auk 64 (1947), 135 - 136.
- HUDSON, G.E.: Studies on the muscles of the pelvic appendage in birds. Am. Midl. Nat. 18 (1937), 1 - 108.
- LANZILOTTI, P.J. und EDWARDS, G.D.: Muscles of the pelvic limb in Galliform birds. Am. Midl. Nat. 61 (1959), 1 - 67.
- HUMPHREY, P.S.: Observations on the diving of the surf scoter (*Melanitta perspicillata*). Auk 74 (1957), 392 - 394.
- Diving of a captive common eider. Condor 60 (1958), 408 - 410.
- JOHNSGARD, P.A.: The taxonomy of the Anatidae. A behavioural analysis. Ibis 103a (1961a), 71 - 85.
- Tracheal anatomy of the Anatidae and its taxonomic significance. Wildfowl 12 (1961b), 58 - 69.
 - Ducks, geese, and swans of the world. University of Nebraska Press, Lincoln and London 1978.
- KRAMPITZ, G., KOESTENER, U. und FISCHER, W.: Vergleichende Untersuchungen der Aminosäurenkomposition von Vogeleischalen. Z. zool. Syst. Evolut.forsch. 13 (1975), 125 - 157.
- LACK, D.: Evolution illustrated by waterfowl. Blackwell Scientific Publ., Oxford 1974.

- LORENZ, K.Z.: Comparative studies on the behaviour of Anatinae. Avicult. Mag. 57 (1951), 157 - 182, 58 (1952), 8 - 17, 61 - 72, 86 - 94, 172 - 184, 59 (1953), 24 - 34, 80 - 91.
- MILLER, A.H.: Structural modifications in the Hawaiian goose (*Nesochen sandvicensis*). A study in adaptive evolution. Univ. Calif. Publ. Zool., Berkeley, 42 (1937), 1 - 80.
- PETERS, D.: Evolutionstheorie und Systematik. J. Orn. 117 (1976), 329 - 344.
- PRANGE, H.D., ANDERSON, J.F. und RAHN, H.: Scaling of skeletal mass to body mass in birds and mammals. Am. Naturalist 113 (1979), 103 - 122.
- PRANGE, H.D. und SCHMIDT-NIELSEN, K.: The metabolic cost of swimming in ducks. J. Exp. Biol. 53 (1970), 763 - 777.
- RAIKOW, R.J.: Evolution of diving adaptations in the stifftail ducks. Univ. Calif. Publ. Zool. 94 (1970), 1 - 52.
- ROMER, A.S.: The development of the thigh musculature of the chick. J. Morph. Physiol. 43 (1927), 347 - 385.
- RUCK, P.R.: Studies on the muscles of the pelvic appendage in certain Anseriform birds. Unpubl. M.S. Thesis, State College of Washington, Pullman 1949.
- RUEGGEBERG, T.: Zur funktionellen Anatomie der hinteren Extremität einiger mitteleuropäischer Singvogelarten. Z. wiss. Zool. 164 (1960), 1 - 106.
- RYLANDER, K. und BOLEN, E.G.: Analysis and comparison of gaits in whistling ducks (*Dendrocygna*). Wilson Bull. 86 (1974), 237 - 245.
- SCHAFFER, J.: Ueber die Sperrvorrichtung an den Zehen der Vögel. Z. wiss. Zool. 73 (1903), 377 - 428.
- SHELLSWELL, G.B. und WOLPERT, L.: The pattern of muscle and tendon development in the chick wing. In: Vertebrate limb and somite morphogenesis, Ede, D.A., Hinchliffe, J.R. and Balls, M. (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge 1977, pp. 71 - 86.

- SIBLEY, C.G.: The electrophoretic patterns of avian egg-white proteins as taxonomic characters. *Ibis* 102 (1960), 215 - 284.
- STOLPE, M.: Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die hintere Extremität der Vögel. *J. Orn.* 80 (1932), 161 - 247.
- TAKAGI, N. und SASAKI, M.: A phylogenetic study of bird karyotypes. *Chromosoma* 46 (1974), 91 - 120.
- VERHEYEN, R.: La sytematique des Anseriformes basée sur l'osteologie comparée. *Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belgique* 31 (1955), Heft 35, 1 - 18, Heft 36, 1 - 16, Heft 37, 1 - 22, Heft 38, 1 - 16.
- VESELOWSKY, Z.: Die Schwimmbewegungen der Tauchenten (Gatt. *Aythya*). *Mém. Soc. zool. Tchéosl.* 16 (1952), 354 - 376.
- Die Schwimmbewegungen der Tauchenten und die anatomische Vergleichung der Gattung *Anas* und *Aythya*. *Der Falke*, Sonderheft 3 (1957), 56 - 60.
- WOLPERT, L.: Pattern formation in biological development. *Scientific Am.* 239 (1978), 124 - 137.
- WOOLFENDEN, G.E.: Postcranial osteology of the waterfowl. *Bull. Florida State Mus., Biol. Sciences* 6 (1961), 1 - 129.
- WORTHAM, R.A.: The development of the muscles and tendons in the lower leg and foot of chicken embryos. *J.Morph.* 83 (1948), 105 - 148.

Tab.3: Relative Trockengewichte der Beinmuskulatur (in % ihrer Summe ohne Berücksichtigung der Muskeln des Tarsometatarsus).

	M. iliotroch. post.	M. iliotroch. ant.	M. gluteus med. et min.	M. iliacus	M. ischiofemorialis	M. obturator p.int.	M. obturator p.ext.	M. ptiliformis	M. p. caudofemorialis	M. adductor long. et brev.	M. semimembranosus	M. semitendinosus	M. biceps femoris	M. iliotibialis	M. sartorius	M. ambiens
D.aetumalis	2.88	0.91	0.08	0.06	1.23	1.30	0.06	5.20	2.00	4.50	0.51	7.83	5.51	7.50	5.02	1.57
D.arcuata	3.44	1.13	0.11	0.13	1.10	1.15	0.07	5.02	1.45	4.56	0.64	7.67	6.21	6.51	4.91	2.08
C.olor	5.30	1.23	0.18	0.05	0.83	2.29	0.09	4.95	1.62	2.92	1.20	12.31	6.01	1.61	3.78	2.26
B.leucopsis	3.89	1.34	0.06	0.05	1.04	2.21	0.09	6.16	2.08	3.23	1.06	10.46	7.01	2.70	6.56	1.77
N.pulchellus	3.46	1.58	0.15	0.26	1.58	1.10	0.10	5.26	2.39	3.35	1.15	17.86	8.16	2.30	3.93	1.50
Aix galericulata	3.93	1.26	0.20	0.10	1.44	1.73	0.06	6.32	2.50	4.18	0.97	12.02	5.15	4.13	4.91	1.45
T.ferruginea	4.31	1.23	0.13	0.04	1.59	1.19	0.06	4.25	2.31	3.77	1.04	10.83	5.98	3.64	5.52	1.20
An.platyrrhynchos	4.18	1.62	0.21	0.12	1.52	1.54	0.10	4.97	2.10	4.85	1.19	11.02	5.48	3.91	4.81	1.79
An.crecca	4.09	1.72	0.22	0.16	1.10	1.08	0.10	4.95	2.76	4.11	1.21	13.67	5.01	4.49	5.90	1.59
An.clypeata	4.82	1.61	0.25	0.09	1.47	1.55	0.08	5.44	3.26	4.31	1.40	10.99	5.54	3.77	4.39	1.23
An.supercilliosa	3.68	1.41	0.17	0.08	1.22	1.35	0.09	6.37	2.31	3.97	1.11	11.08	5.10	4.80	4.86	1.69
A.fuligula	2.77	1.31	0.08	0.15	2.19	1.32	0.15	5.60	2.38	3.50	0.84	11.99	4.38	2.80	4.31	2.19
A.ferina	3.61	1.48	0.14	0.13	2.00	1.39	0.12	4.26	1.90	4.15	0.92	10.96	4.61	2.52	4.73	2.27
B.clangula	3.17	1.66	0.09	0.12	2.01	1.19	0.11	4.66	2.97	4.00	0.66	10.96	5.76	3.11	4.17	2.10
M.sibellus	3.21	2.03	0.11	0.08	2.30	1.29	0.12	5.58	2.42	2.75	0.44	12.03	5.17	4.77	5.23	1.55
M.merganser	2.02	1.50	0.09	0.14	1.52	1.57	0.09	6.48	2.22	3.37	0.47	14.63	4.33	2.45	4.38	2.04

Tab. 3: (Forts.)

D. autumnalis	1.67	0.37	0.32	0.59	0.72	1.00	3.13	8.52	3.36	4.74	5.95	4.32	7.33	16.73	19.80
D. arcuata	1.86	0.48	0.40	0.53	0.99	1.16	3.00	8.03	4.12	5.68	4.57	4.90	6.13	17.30	18.27
C. color	1.55	0.32	0.19	0.44	0.90	0.94	3.44	7.48	5.38	6.13	4.21	5.96	4.96	18.14	19.82
B. leucopsis	1.03	0.18	0.19	0.35	0.70	0.98	1.88	6.71	3.17	3.81	4.63	3.32	5.27	13.44	21.32
N. pulchellus	1.47	0.27	-	0.37	1.15	0.66	2.41	6.78	4.55	5.40	3.05	5.29	3.90	15.55	17.07
Aix galericulata	1.48	0.22	0.20	0.38	0.95	0.91	2.52	6.07	3.48	4.48	3.26	4.33	4.26	13.93	17.80
T. ferruginea	1.44	0.26	0.33	0.43	0.86	0.98	3.08	7.47	3.59	4.57	4.81	4.76	5.79	15.98	19.64
An. platyrhynchos	1.38	0.24	0.22	0.42	0.93	1.18	2.65	6.64	4.12	5.07	3.56	4.78	4.51	15.52	17.18
An. crecca	1.40	0.24	0.15	0.41	0.90	1.05	2.39	5.90	4.18	5.18	2.98	4.31	3.98	14.42	16.15
An. clypeata	1.36	0.31	0.27	0.37	0.95	1.11	2.78	7.26	4.62	5.57	3.94	5.15	4.89	16.72	16.02
An. supercilliosa	1.52	0.35	0.21	0.50	0.91	0.98	2.80	6.88	3.82	4.77	3.73	5.00	4.68	15.39	17.54
A. fuligula	1.95	0.26	0.21	0.41	0.67	0.88	3.21	6.93	7.56	8.87	3.28	5.55	4.59	19.25	19.21
A. ferina	2.05	0.31	0.20	0.53	0.87	1.01	3.39	7.17	6.98	8.24	3.52	5.78	4.78	19.42	18.09
B. clangula	1.64	0.24	0.21	0.42	0.69	0.72	3.10	5.72	6.94	8.17	2.81	4.78	4.04	17.17	19.50
M. zibellus	1.53	0.21	0.25	0.32	0.84	0.74	3.33	6.39	5.15	6.47	2.57	5.83	3.89	16.45	18.62
M. merganser	1.82	0.26	0.19	0.37	0.76	0.66	3.40	7.18	5.30	6.65	3.44	5.79	4.79	17.30	20.72

Tab.3: (Forts.)

	M. femorotibialis ext. et med.	M. femorotibialis int.	M. gastrocnemius p. ext.	M. gastrocnemius p. int.	M. gastrocnemius p. med.	M. plantaris	M. peroneus long.	M. peroneus brev.	M. popliteus	M. tibialis ant.	M. tibialis ant. p. fem.	M. ext. dig. long.	M. flexor p. et p. dig. II	M. flexor p. et p. dig. III	M. flexor perf. dig. IV p. med.	M. flexor perf. dig. IV p. lat.
D. autumalis	8.46	1.23	8.89	10.25	0.29	0.37	4.38	0.29	0.17	3.89	1.72	1.51	2.22	2.10	2.75	0.61
D. arcuata	7.32	1.32	7.58	10.04	0.52	0.13	2.86	0.35	0.16	4.68	1.82	2.56	2.07	2.83	3.42	0.70
C. color	5.84	1.05	9.27	9.79	0.43	0.33	2.46	0.30	0.18	2.97	2.85	2.19	2.81	3.15	4.39	0.99
B. leucopsis	7.50	1.26	9.00	11.20	0.72	0.40	3.52	0.19	0.10	2.93	2.00	1.55	1.34	1.98	2.59	0.58
N. pulchellus	5.26	0.95	8.80	7.92	0.09	0.26	1.79	0.38	0.15	3.46	1.22	1.75	2.04	3.25	3.93	0.62
Aix galericulata	7.93	1.32	8.74	8.44	0.42	0.20	1.98	0.40	0.10	4.20	1.76	2.22	1.94	2.39	2.80	0.68
T. ferruginea	8.12	1.35	8.66	10.40	0.40	0.18	3.33	0.30	0.14	3.78	1.97	1.67	2.32	2.44	2.80	0.79
An. platyrhynchos	8.30	1.38	7.25	9.11	0.51	0.31	2.25	0.38	0.10	3.47	1.88	2.44	2.01	2.77	3.47	0.65
An. crecca	7.44	1.36	7.72	7.82	0.40	0.21	1.78	0.36	0.07	3.91	1.77	2.38	1.83	2.48	3.63	0.55
An. clypeata	6.77	1.21	7.40	7.99	0.33	0.30	2.58	0.56	0.13	3.72	2.07	2.60	2.14	3.01	3.94	0.68
An. superciliosa	8.71	1.19	7.91	8.70	0.52	0.41	2.10	0.37	0.09	3.70	1.74	2.00	2.09	2.91	3.04	0.78
A. fuligula	6.20	1.26	6.99	11.40	0.44	0.38	1.76	0.40	0.15	3.38	1.66	2.55	2.59	2.96	6.71	0.85
A. ferina	6.62	1.51	7.67	10.06	-	0.36	1.69	0.47	0.16	3.50	1.97	3.07	2.66	3.12	5.99	0.99
B. clangula	6.01	1.68	7.59	10.60	1.01	0.30	1.53	0.39	0.20	3.95	1.80	2.56	2.47	2.31	6.32	0.62
M. albellus	5.63	1.29	7.23	10.69	0.46	0.24	1.58	0.54	0.18	3.30	2.10	2.81	2.76	3.07	4.69	0.46
N. merganser	5.43	1.04	8.73	11.36	0.35	0.28	2.15	0.29	0.15	3.19	2.17	2.43	2.84	2.95	4.64	0.66

Tab. 4: Relative durchschnittliche Muskelfaserlängen (in bezug zur Femurlänge).

	M. iliotrochantericus (dorsale Fasern)	" " " " " (ventrale Fasern)	M. gluteus med. et min.	M. iliacus	M. ischiofemoralis	M. obturator p. int.	M. piriformis p. caudo- femoralis	M. add., Portion "e"	M. add., Portion "la"	M. semimembranosus	M. semitendinosus	M. biceps femoris	M. sartorius	M. femorotibialis externus et medius	M. femorotibialis internus
D. autumnalis	0.06	0.17	0.04	0.19	0.13	0.20	0.80	0.58	-	0.50	0.86	0.47	1.10	0.27	0.19
D. arcuata	0.04	0.23	0.11	0.27	0.18	0.22	0.79	0.58	-	0.57	0.86	0.58	1.48	0.35	0.27
C. olor	0.08	0.30	0.09	0.24	0.18	0.25	1.13	0.47	0.16	0.70	1.09	0.64	1.23	0.30	0.25
B. leucopsis	0.04	0.17	0.04	0.20	0.12	0.20	0.94	0.52	-	0.54	0.91	0.49	0.99	0.30	0.17
N. pulchellus	0.13	0.34	0.14	0.31	0.25	0.26	1.43	0.60	0.20	0.73	1.17	0.67	1.37	0.31	0.27
Aix galericulata	0.07	0.21	0.10	0.24	0.14	0.22	0.86	0.49	0.16	0.55	0.95	0.57	1.15	0.25	0.19
T. ferruginea	0.06	0.20	0.06	0.18	0.13	0.21	0.86	0.57	0.15	0.60	0.88	0.52	1.14	0.28	0.20
An. platyrhynchos	0.07	0.28	0.11	0.22	0.15	0.22	1.12	0.55	0.12	0.54	0.90	0.56	1.17	0.28	0.23
An. crecca	0.09	0.24	0.12	0.21	0.18	0.25	1.33	0.64	0.13	0.62	1.08	0.57	1.21	0.31	0.23
An. clypeata	0.08	0.26	0.08	0.22	0.21	0.26	1.36	0.66	0.15	0.58	0.97	0.53	1.23	0.32	0.21
An. superciliosa	0.08	0.27	0.11	0.22	0.16	0.25	1.18	0.57	0.09	0.63	1.04	0.61	1.27	0.28	0.20
A. fuligula	0.11	0.29	0.12	0.22	0.21	0.25	1.19	0.73	0.22	0.78	1.13	0.64	1.13	0.29	0.27
A. ferina	0.11	0.26	0.10	0.22	0.21	0.26	1.12	0.71	0.24	0.68	0.98	0.61	1.23	0.27	0.26
B. clangula	0.16	0.32	0.12	0.21	0.17	0.24	1.08	0.66	0.27	0.64	0.98	0.64	1.06	0.29	0.28
M. albellus	0.20	0.29	0.14	0.22	0.22	0.26	1.18	0.67	-	0.71	1.04	0.70	1.21	0.29	0.28
M. merganser	0.12	0.34	0.11	0.25	0.22	0.35	1.35	0.79	-	0.90	1.14	0.60	1.35	0.33	0.30

Tab. 5: Relative Ursprungs-, bzw. Insertionslängen des M.gastrocnemius p. externus (GASE), des M.biceps femoris (BF) und des M.semitendinosus (ST) zum Knie. (UL Ursprungslänge, IL Insertionslänge, F Femur, TT Tibiotarsus, TMT Tarsometatarsus, P Fuss = Tarsometatarsus + Dig III).

	UL-GASE : F	IL-GASE : F	IL-GASE : TMT	IL-GASE : P	IL-BF : P	IL-BF : TT	IL-ST : P	IL-ST : TT
<i>D. autumnalis</i>	0.245	0.100	0.080	0.040	0.406	0.227	0.266	0.149
<i>D. arcuata</i>	0.238	0.114	0.099	0.047	0.408	0.226	0.240	0.133
<i>D. color</i>	0.309	0.108	0.101	0.046	0.428	0.221	0.268	0.139
<i>D. leucopsis</i>	0.258	0.077	0.069	0.040	0.346	0.197	0.206	0.118
<i>D. pulchellus</i>	0.369	0.095	0.117	0.049	0.362	0.234	0.231	0.149
<i>Aix galericulata</i>	0.275	0.088	0.095	0.046	0.391	0.251	0.194	0.125
<i>T. ferruginea</i>	0.267	0.096	0.082	0.046	0.406	0.223	0.227	0.125
<i>An. platyrhynchos</i>	0.273	0.087	0.096	0.046	0.379	0.235	0.227	0.141
<i>An. crecca</i>	0.283	0.080	0.088	0.043	0.348	0.210	0.221	0.133
<i>An. clypeata</i>	0.265	0.088	0.094	0.044	0.371	0.223	0.241	0.145
<i>An. supercilliosa</i>	0.262	0.091	0.101	0.048	0.400	0.251	0.235	0.148
<i>A. fuligula</i>	0.362	0.082	0.106	0.043	0.380	0.243	0.233	0.149
<i>A. ferina</i>	0.332	0.099	0.117	0.047	0.379	0.230	0.248	0.150
<i>B. clangula</i>	0.356	0.074	0.093	0.037	0.332	0.231	0.266	0.185
<i>M. albellus</i>	0.381	0.090	0.113	0.047	0.366	0.240	0.263	0.172
<i>M. merganser</i>	0.407	0.092	0.096	0.044	0.388	0.228	0.225	0.133

Tab. 6: Relative Längen des Beinskelettes im Verhältnis zur Femurlänge. Alle Zehennasse entsprechen der Summe der jeweiligen Phalangen (ohne Unguinal-Phalanx).

	Ptibiotalarsus	Tarsometatarsus	Hallux	2. Zeh	3. Zeh	4. Zeh	Beinlänge ohne Zehen	Beinlänge mit 3. Zeh	Fuss (Tarsometatarsus + 3. Zeh)
<i>D. autumnalis</i>	1.79	1.24	0.31	0.83	1.22	1.07	4.03	5.25	2.46
<i>D. arcuata</i>	1.80	1.15	0.33	0.95	1.28	1.23	3.95	5.23	2.43
<i>C. olor</i>	1.89	1.04	0.19	0.95	1.23	1.26	3.93	5.16	2.27
<i>H. leucopsis</i>	1.75	1.12	0.09	0.60	0.82	0.77	3.87	4.69	1.94
<i>H. pulchellus</i>	1.55	0.82	0.22	0.87	1.12	1.10	3.37	4.49	1.94
<i>Aix galericulata</i>	1.56	0.92	0.21	0.73	1.00	0.96	3.48	4.48	1.92
<i>f. ferruginea</i>	1.82	1.18	0.18	0.73	0.94	0.91	4.00	4.94	2.12
<i>An. platyrhynchos</i>	1.61	0.91	0.16	0.73	0.98	0.96	3.52	4.50	1.89
<i>An. crecca</i>	1.66	0.91	0.16	0.72	0.94	0.92	3.57	4.51	1.85
<i>An. clypeata</i>	1.66	0.93	0.21	0.80	1.03	1.05	3.59	4.62	1.96
<i>An. superciliosa</i>	1.59	0.90	0.21	0.74	0.98	0.94	3.49	4.47	1.88
<i>A. fuligula</i>	1.57	0.79	0.29	0.91	1.16	1.24	3.36	4.52	1.95
<i>A. ferina</i>	1.65	0.84	0.30	0.98	1.28	1.33	3.49	4.77	2.12
<i>B. clangula</i>	1.44	0.80	0.26	0.94	1.18	1.24	3.24	4.42	1.98
<i>M. albellus</i>	1.53	0.80	0.26	0.91	1.10	1.10	3.33	4.43	1.90
<i>M. merganser</i>	1.71	0.96	0.21	0.91	1.12	1.13	3.67	4.79	2.08

Tab.7: Relative Längen des Beinskeletts im Verhältnis zur Länge des Tarso-metatarsus, Zehenlängen (ohne Unguinalphalanx).

	Tarso- metatarsus	Hallux	1. Zehne	2. Zehne	3. Zehne	4. Zehne	1. Phalanx der 2. Zehne	1. Phalanx der 3. Zehne	1. Phalanx der 4. Zehne
<i>D. autumnalis</i>	1.44	0.25	0.67	0.99	0.87	0.38	0.44	0.40	0.34
<i>D. arcuata</i>	1.57	0.29	0.83	1.12	1.07	0.50	0.48	0.40	0.40
<i>C. color</i>	1.81	0.18	0.92	1.19	1.22	0.53	0.53	0.41	0.41
<i>B. leucopsis</i>	1.56	0.08	0.54	0.73	0.69	0.31	0.32	0.26	0.26
<i>N. pulchellus</i>	1.90	0.27	1.07	1.38	1.35	0.60	0.59	0.47	0.47
<i>A. g. galericulata</i>	1.69	0.23	0.79	1.08	1.05	0.45	0.47	0.38	0.38
<i>T. ferruginea</i>	1.56	0.15	0.63	0.80	0.78	0.37	0.38	0.30	0.30
<i>An. platythynchos</i>	1.78	0.18	0.80	1.09	1.07	0.46	0.48	0.38	0.38
<i>An. crecca</i>	1.83	0.18	0.79	1.04	1.02	0.44	0.45	0.36	0.36
<i>An. clypeata</i>	1.78	0.22	0.85	1.11	1.13	0.49	0.48	0.40	0.40
<i>An. superciliosa</i>	1.78	0.23	0.83	1.09	1.05	0.48	0.48	0.38	0.38
<i>An. fuligula</i>	2.01	0.36	1.16	1.48	1.58	0.66	0.62	0.52	0.52
<i>An. ferina</i>	1.95	0.36	1.17	1.52	1.58	0.67	0.67	0.54	0.54
<i>B. clangula</i>	1.81	0.33	1.19	1.48	1.57	0.70	0.64	0.52	0.52
<i>M. albellus</i>	1.92	0.32	1.14	1.39	1.39	0.64	0.59	0.46	0.46
<i>M. merganser</i>	1.78	0.22	0.95	1.16	1.17	0.58	0.53	0.41	0.41

Tab.8: Proportionen des Zehenskeletts. (Abkürzungen: Dig = Zehe ohne Unguinalphalanx, Ph x-y = x-te Phalanx der y-ten Zehe).

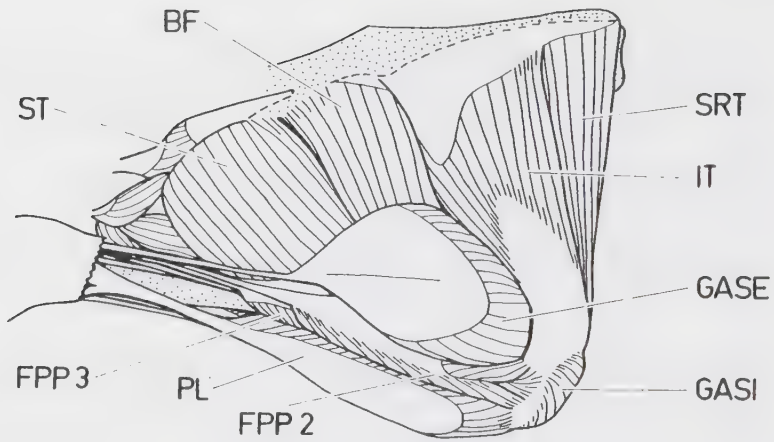
	Hal- lux 3	Dig 2	Dig 3	Dig 4	Ph 2-2	Ph 2-3	Ph 2-4	Ph 3-4	Ph 4-4
<i>D.autumnalis</i>	0.25	0.68	0.88	0.78	0.69	0.55	0.59	0.40	0.56
<i>D.arcuata</i>	0.26	0.74	0.96	0.75	0.68	0.57	0.66	0.44	0.60
<i>C.olor</i>	0.15	0.77	1.03	0.76	0.70	0.57	0.75	0.63	0.62
<i>B.leucopsis</i>	0.11	0.74	0.94	0.72	0.65	0.59	0.63	0.46	0.54
<i>N.pulchellus</i>	0.20	0.77	0.97	0.76	0.70	0.64	0.67	0.52	0.63
<i>Aix galericulata</i>	0.21	0.73	0.97	0.78	0.68	0.61	0.68	0.51	0.61
<i>T.ferruginea</i>	0.19	0.78	0.97	0.70	0.62	0.50	0.63	0.43	0.53
<i>An.platyrrhynchos</i>	0.16	0.74	0.98	0.74	0.70	0.58	0.70	0.52	0.58
<i>An.crecca</i>	0.17	0.76	0.99	0.81	0.71	0.60	0.70	0.52	0.59
<i>An.clypeata</i>	0.20	0.77	1.02	0.74	0.72	0.59	0.71	0.55	0.60
<i>An.supercilliosa</i>	0.22	0.76	0.97	0.73	0.69	0.59	0.70	0.51	0.58
<i>A.fuligula</i>	0.24	0.78	1.07	0.76	0.72	0.64	0.74	0.63	0.66
<i>A.ferina</i>	0.23	0.77	1.04	0.73	0.69	0.58	0.71	0.59	0.65
<i>B.clangula</i>	0.22	0.80	1.05	0.69	0.71	0.62	0.73	0.58	0.70
<i>M.albellus</i>	0.23	0.82	1.00	0.78	0.73	0.65	0.72	0.59	0.74
<i>M.merganser</i>	0.19	0.81	1.01	0.65	0.67	0.52	0.72	0.55	0.60

- Abb. 1. Laterale Ansicht der oberflächlichen Muskulatur eines rechten Beins. a) *B.leucopsis*, b) *D.autumnalis*, c) *N.pulchellus*, d) *A.superciliosa*, e) *M.merganser*, f) *A.semipalmata*.
- Abb. 2. Laterale Ansicht einer zweiten Muskelschicht im rechten Bein nach Entfernen von *M.sartorius*, *M.iliotibialis*, *M.semitendinosus*, *M.gastrocnemius p. ext.*, *M.gastrocnemius p. int.*, *M.flexor perforans et perforatus dig. II* und *M.peroneus longus*. a) *B.leucopsis*, b) *D.autumnalis*, c) *N.pulchellus*, d) *S.mollissima*, e) *M.albellus*, f) *A.semipalmata*.
- Abb. 3. Laterale Ansicht einer dritten Muskelschicht im rechten Bein. Von der Schicht in Abb. 2 sind ganz oder teilweise entfernt worden: *M.iliotrochantericus post.*, *M.gluteus med. et min.*, *M.biceps femoris*, *M.femorotibialis ext. et med.*, *M.flexor perforans et perforatus dig. III* und *M.flexor perforatus dig. IV* (ausgenommen *A.semipalmata*). a) *B.leucopsis*, b) *D.autumnalis*, c) *N.pulchellus*, d) *S.mollissima*, e) *M.merganser*, f) *A.semipalmata*.
- Abb. 4. Generelles Schema der Faserstruktur des *M.flexor perforans et perforatus dig. III* bei Anatiden. Im Querschnitt sind Muskelfasern punktiert, Sehne und Aponeurosen schwarz.
- Abb. 5. Ansatzgebiete verschiedener Fasergruppen auf der gemeinsamen Insertionsaponeurose des *M.piriformis p. iliofemoralis* und des *M.piriformis p. caudofemoralis*. Muskelumrisse durch dünne Linie angedeutet; cranial rechts; als Bezugslänge ist die halbe Femurlänge eingezeichnet. a) *S.mollissima*, b) *A.platyrrhynchos*, c) *B.leucopsis*, d) *D.autumnalis*, e) *A.fuligula*, f) *M.merganser*.
- Abb. 6. Gliederung und Faserbesiedlung von Ursprungs- und Insertionsaponeurose des *M.adductor longus et brevis*. Laterale Ansicht, cranial rechts. Gebiete ohne anheftende Muskelfasern weiss, Verwachsungszone von Blatt A und Blatt P schwarz. a) *Mergus*, b) *Anseranas*, c) *Dendrocygna*, d) *Aythya*, f) *Anas*.
- Abb. 7. Laterale Ansicht einer vierten Muskelschicht im rechten Bein. Von der Schicht in Abb. 3 sind ganz oder teilweise entfernt worden: *M.iliotrochantericus ant. et med.*, *M.piriformis p. iliofem.*, *M.piriformis p. caudofem.*, *M.semimembranosus*, *M.flexor perforatus dig. IV*, *M.flexor perforatus dig. III*, *M.peroneus brevis* und *M.semitendinosus accessorius*. a) *B.leucopsis*, b) *D.autumnalis*, c) *N.pulchellus*, d) *A.superciliosa*, e) *M.albellus*, f) *A.semipalmata*.

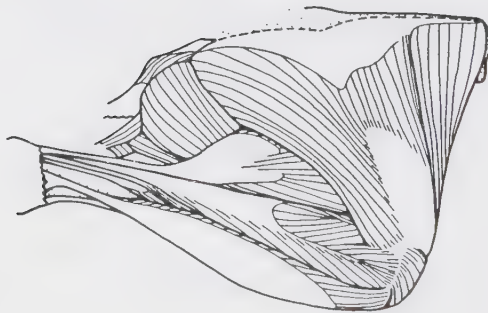
- Abb. 8. Mediale Ansicht der oberflächlichen Muskulatur im rechten Bein. a) *B.leucopsis*, b) *D.autumnalis*, c) *N.pulchellus*, d) *A.ferina*, e) *M.merganser*, f) *A.semipalmata*.
- Abb. 9. Mediale Ansicht einer tiefen Muskelschicht im rechten Bein nach Entfernen von *M.sartorius*, *M.ambiens*, *M.semitendinosus*, *M.gastrocnemius p. int.*, *M.gastrocnemius p. ext.* und *M.peroneus longus*. a) *B.leucopsis*, b) *D.arcuata*, c) *N.pulchellus*, d) *A.superciliosa*, e) *M.albellus*, f) *A.semipalmata*.
- Abb. 10. Verzweigungsschema der Sehne des *M.extensor digitorum longus* auf der Dorsalseite eines linken Fusses. a) allgemeines Muster bei Anatiden, b) Modifikation auf der Mittelzehe bei *Dendrocygna*.
- Abb. 11. Intrinsische Muskulatur im linken Fuss von *Anseranas semipalmata*. a) ventral (plantar), b) medial, c) dorsal, d) lateral.
- Abb. 12. Positionen der Beinsegmente einer Gans (Gattung *Branta*) in aufeinanderfolgenden Phasen eines Bewegungszyklus beim Schwimmen (1 - 4) und beim Laufen (5 - 10), nach MILLER (1937), modifiziert.
- Abb. 13. Beckenproportionen. Alle Längen sind in bezug auf die jeweilige Femurlänge normiert. Die Bedeutung der einzelnen Masse geht aus dem Schema unten rechts hervor.

Liste der Muskelsymbole in den Abbildungen:

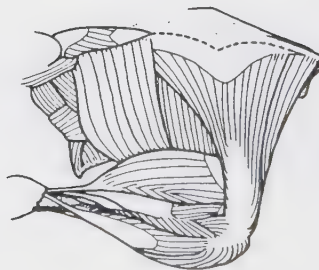
AB 2	M.abductor digiti II
AB 4	M.abductor digiti IV
AD 2	M.adductor digiti II
ADD	M.adductor longus et brevis
AMB	M.ambiens
BF	M.biceps femoris
EB 4	M.extensor brevis digiti IV
EDL	M.extensor digitorum longus
EHL	M.extensor hallucis longus
EP 3	M.extensor proprius digiti III
FDL	M.flexor digitorum longus
FHB	M.flexor hallucis brevis
FHL	M.flexor hallucis longus
FP 2	M.flexor perforatus digiti II
FP 3	M.flexor perforatus digiti III
FP 4	M.flexor perforatus digiti IV
FPP 2	M.flexor perforans et perforatus digiti II
FPP 3	M.flexor perforans et perforatus digiti III
FTEM	M.femorotibialis externus et medius
FTI	M.femorotibialis internus
GASE	M.gastrocnemius pars externa
GASI	M.gastrocnemius pars interna
GASM	M.gastrocnemius pars media
GMM	M.gluteus medius et minimus
IF	M.ischiofemoralis
ILC	M.iliacus
IT	M.iliotibialis
ITAM	M.iliotrochantericus anterior et medius
ITP	M.iliotrochantericus posterior
OBTI	M.obturator internus
PB	M.peroneus brevis
PCF	M.piriformis pars caudofemoralis
PIF	M.piriformis pars iliofemoralis
PL	M.peroneus longus
PLT	M.plantaris
SM	M.semimembranosus
SRT	M.sartorius
ST	M.semitendinosus
ST acc.	M.semitendinosus accessorius
TA	M.tibialis anterior



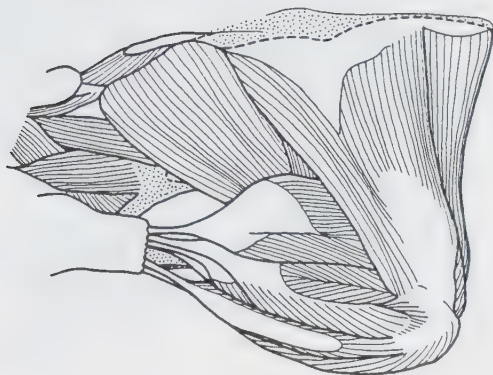
a)



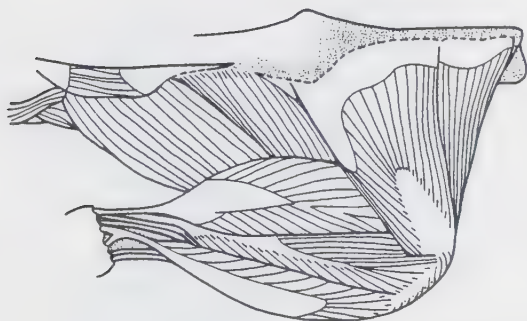
b)



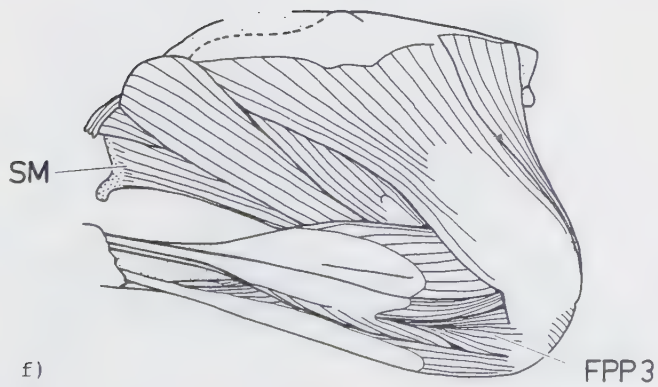
c)



d)

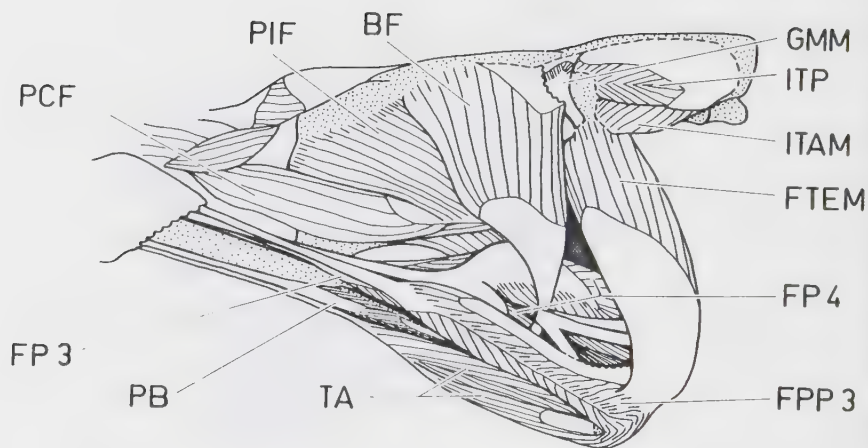


e)

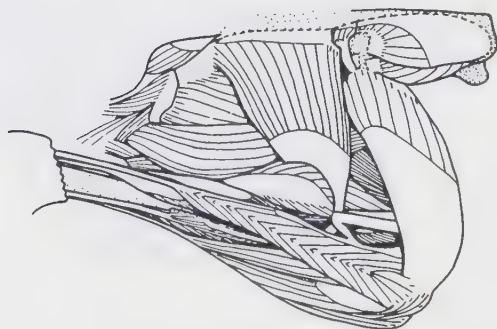


SM

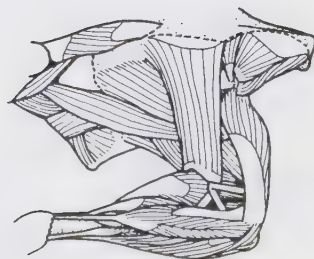
FPP3



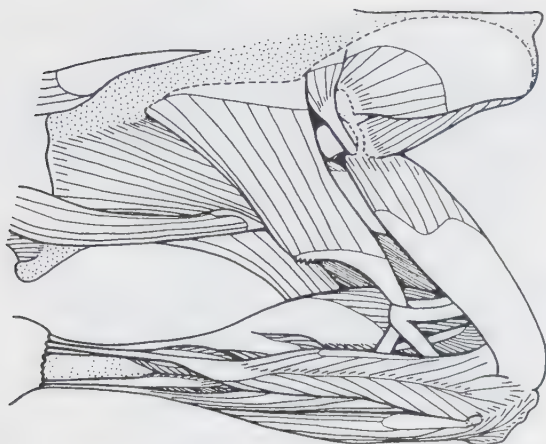
a)



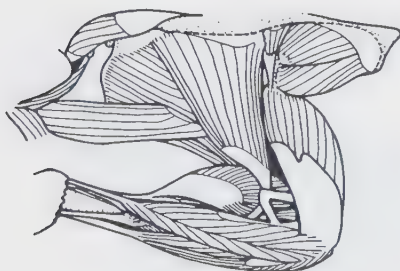
b)



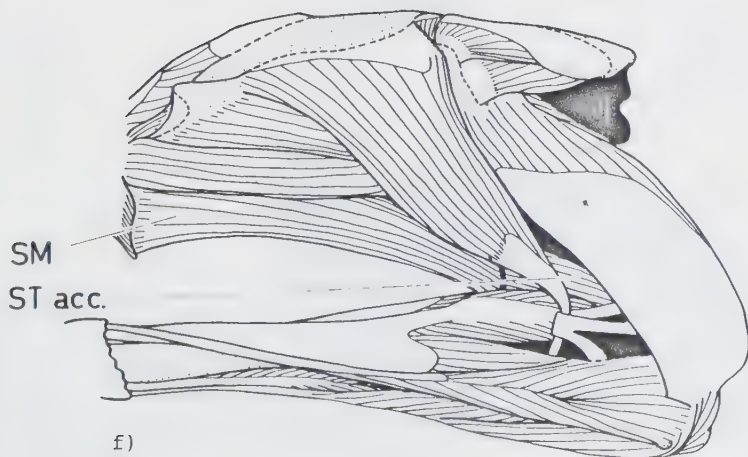
c)



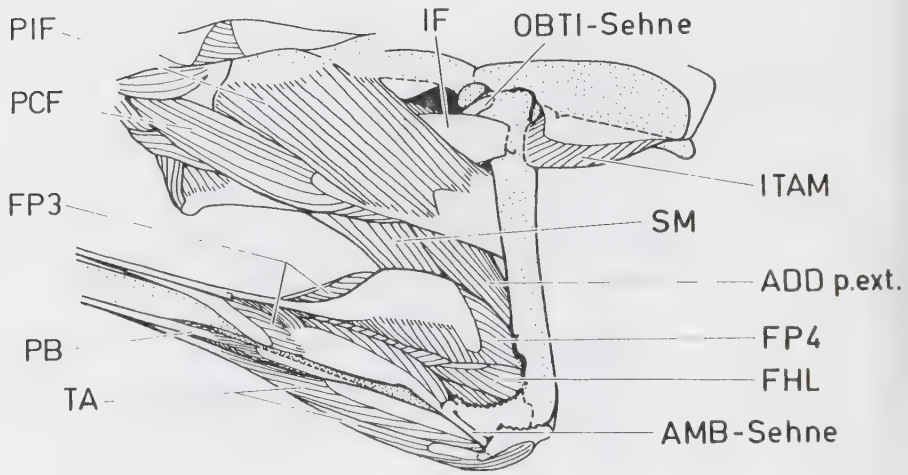
d)



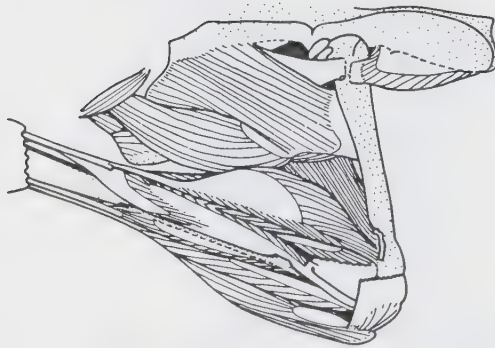
e)



f)



a)



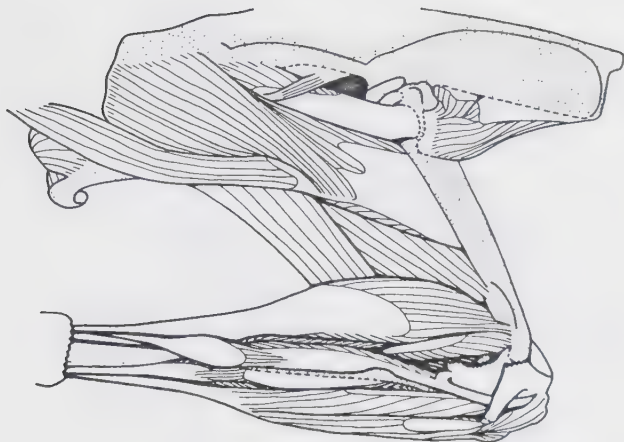
b)



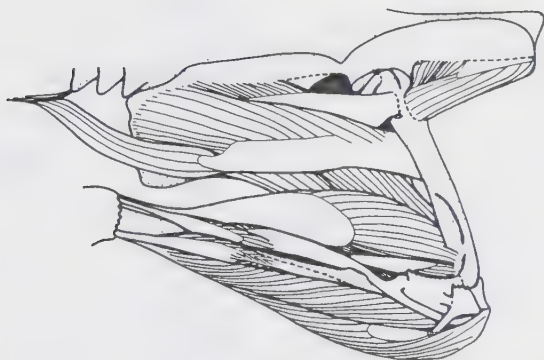
c)

Abb. 3

d)



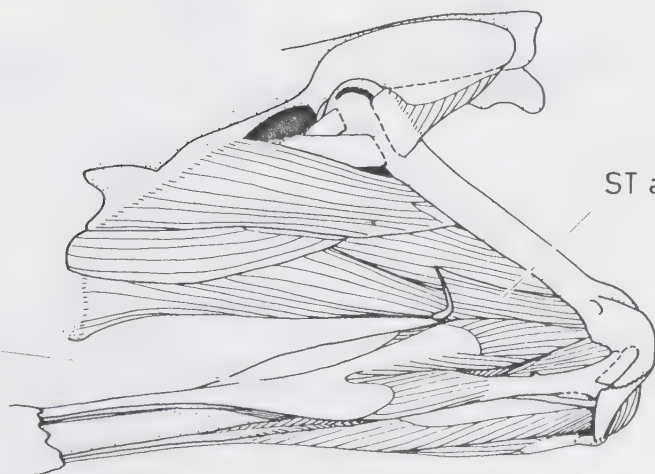
e)



FP4

ST acc.

f)



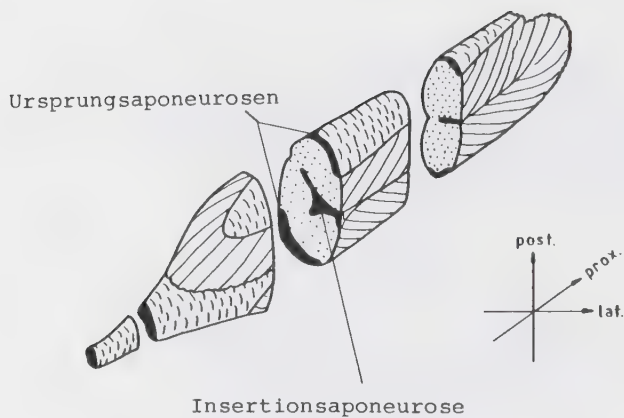
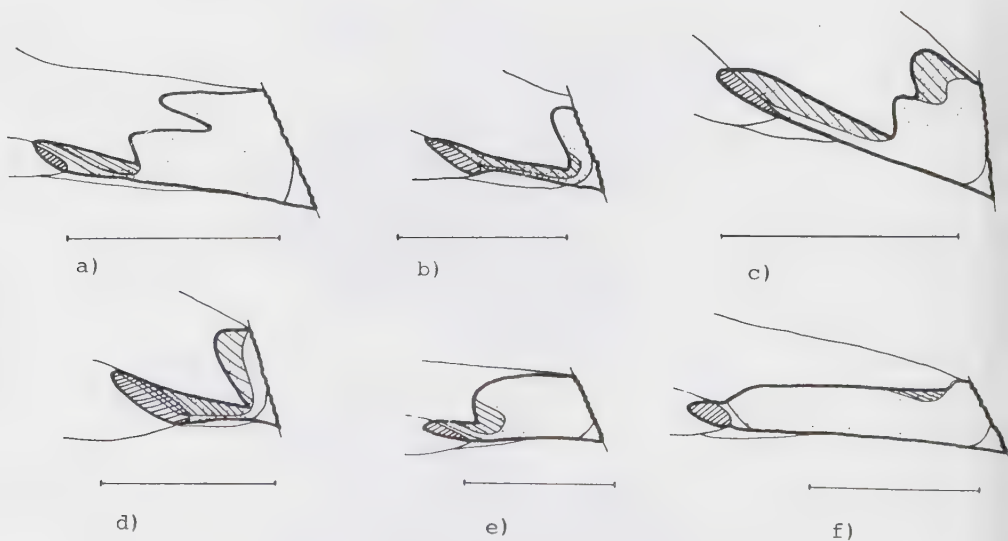


Abb. 4



Fasern der p. caudofemoralis, lateral

Fasern der p. iliofemoralis, lateral

- " - , medial



Abb. 5

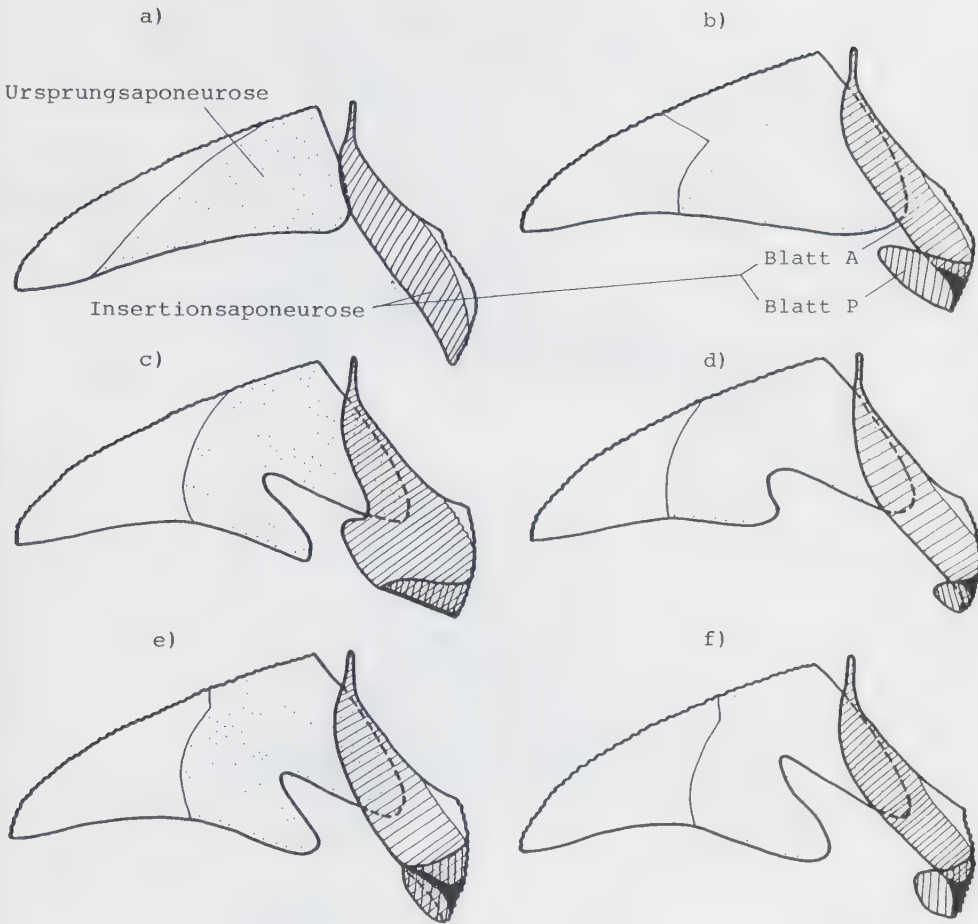
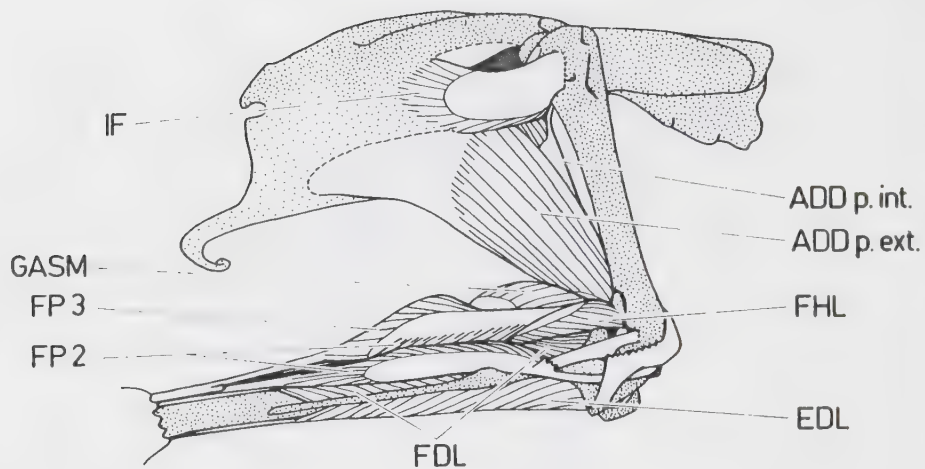
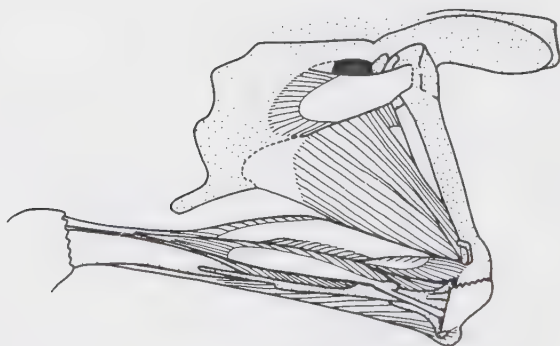


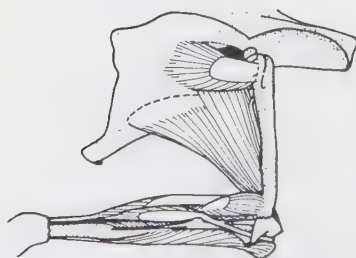
Abb. 6



a)

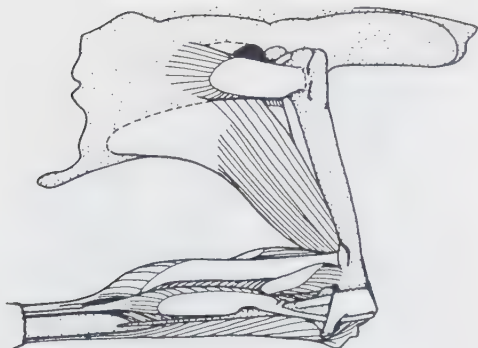


b)

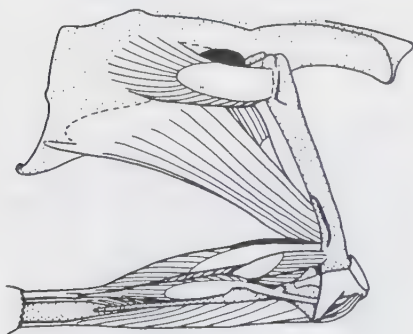


c)

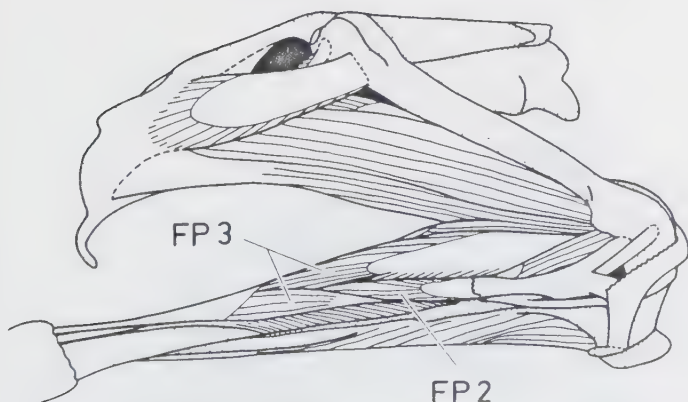
Abb. 7



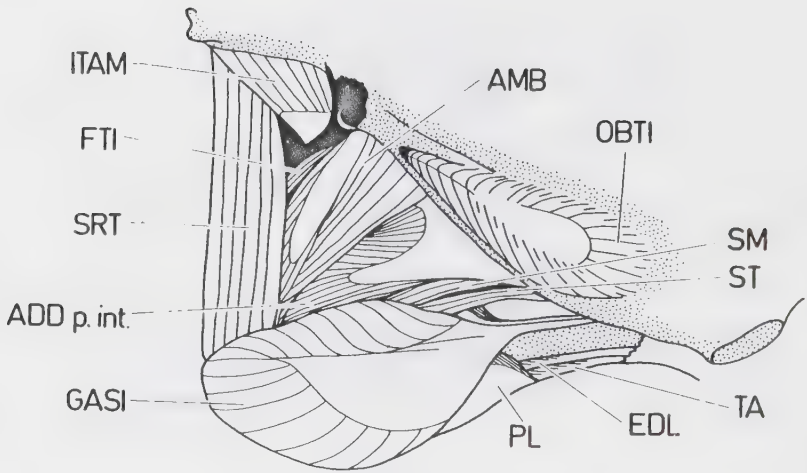
d)



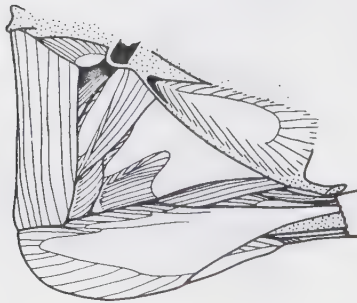
e)



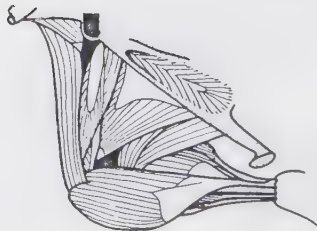
f)



a)

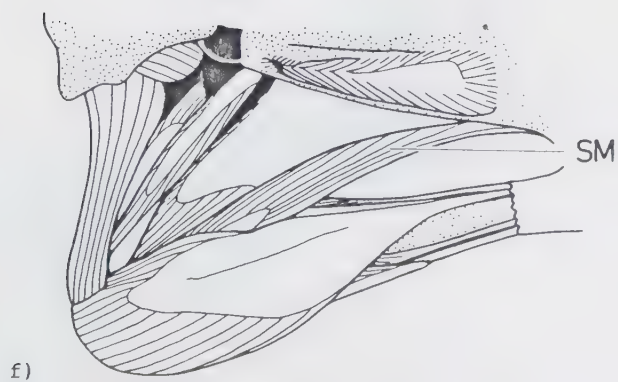
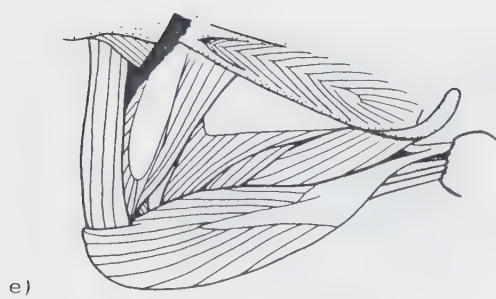


b)



c)

Abb. 8



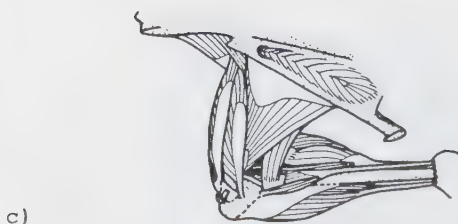
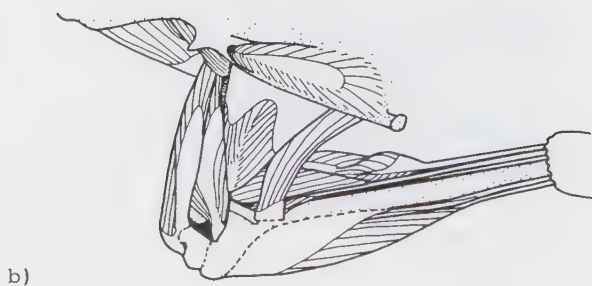
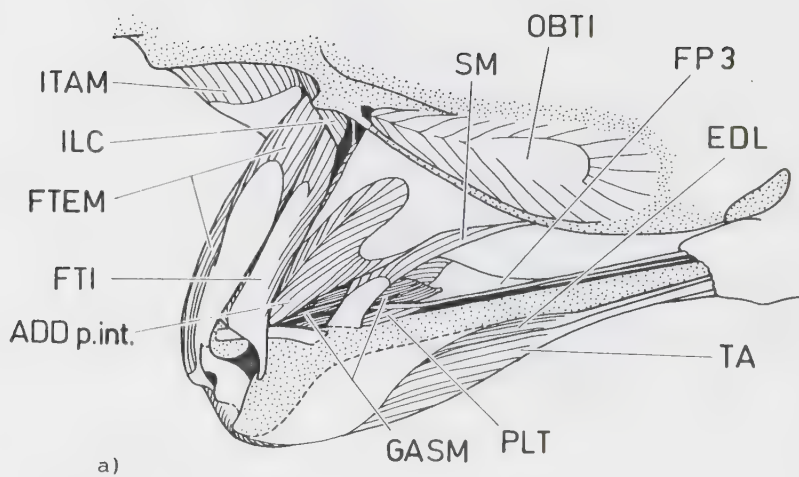
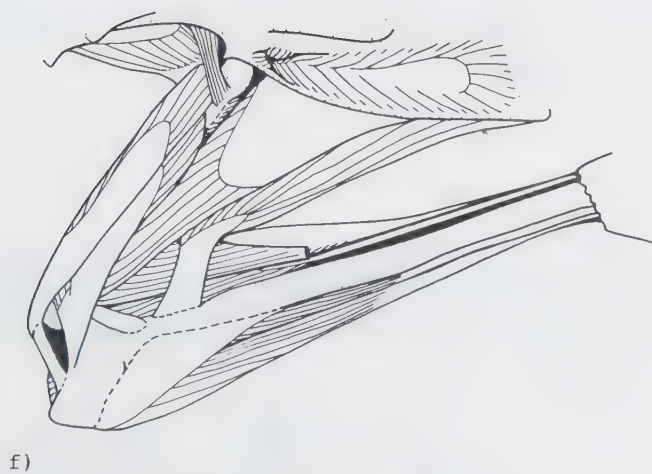
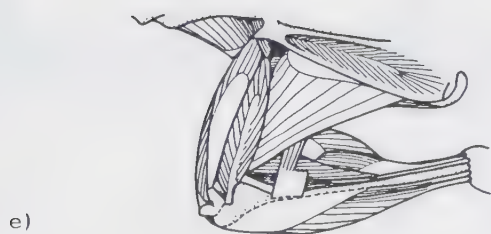


Abb. 9



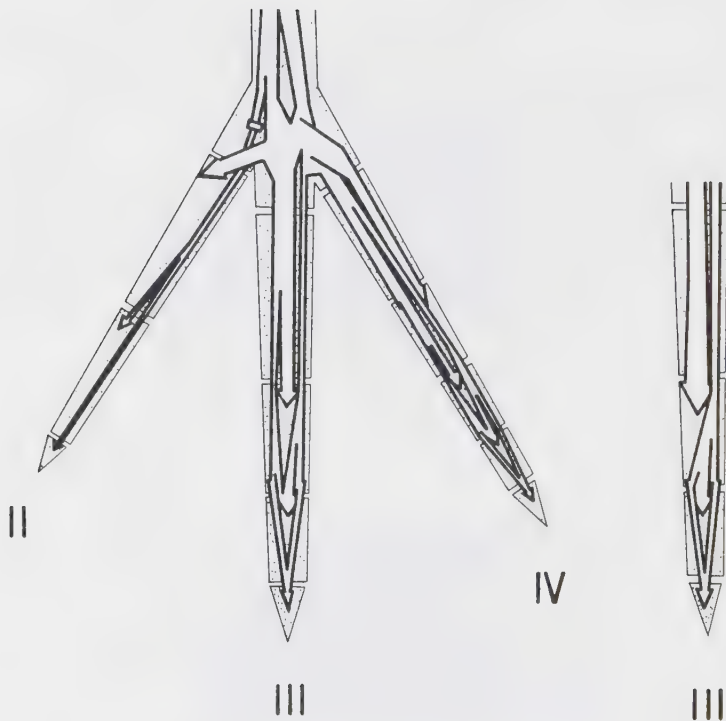


Abb. 10

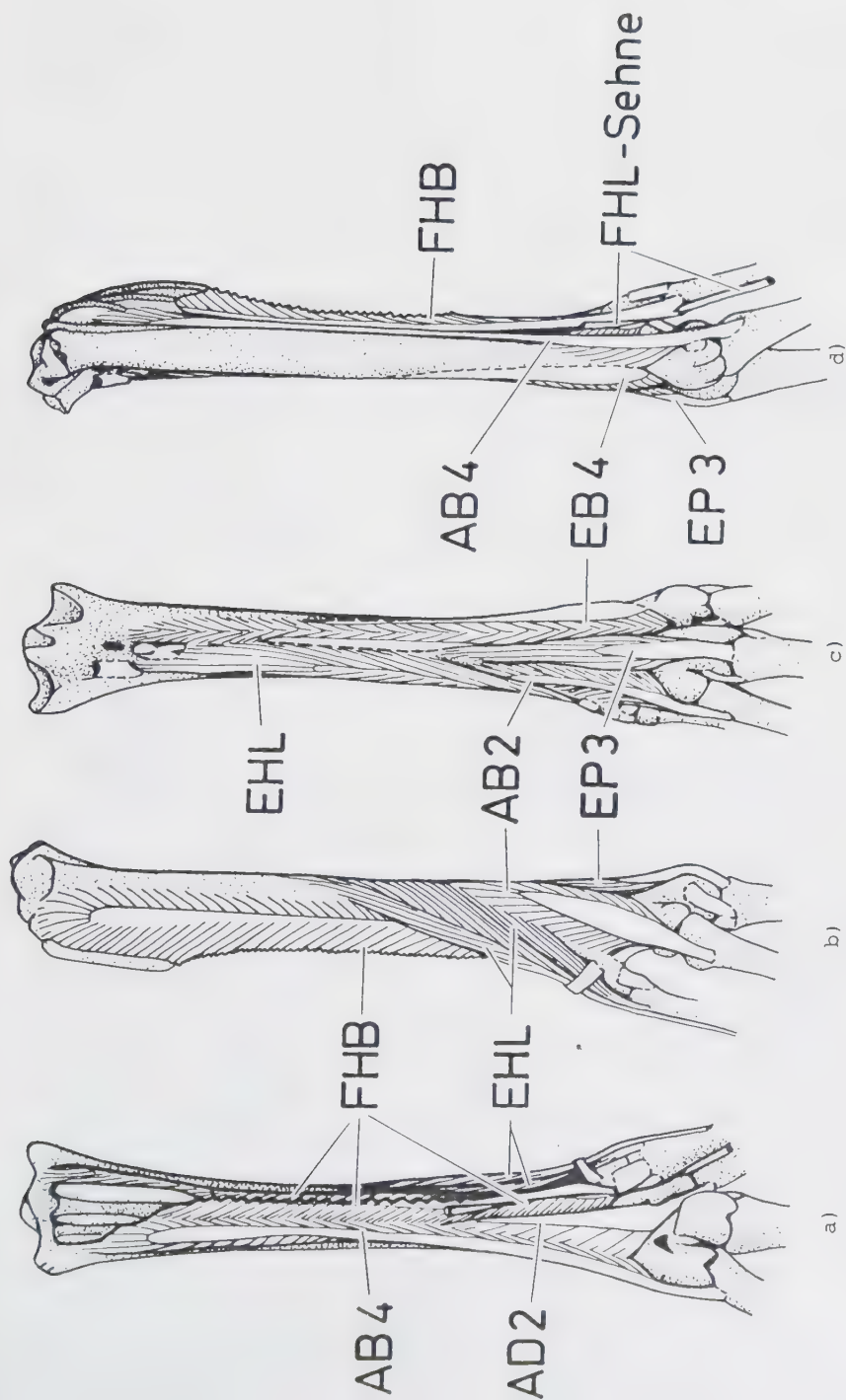


Abb. 11

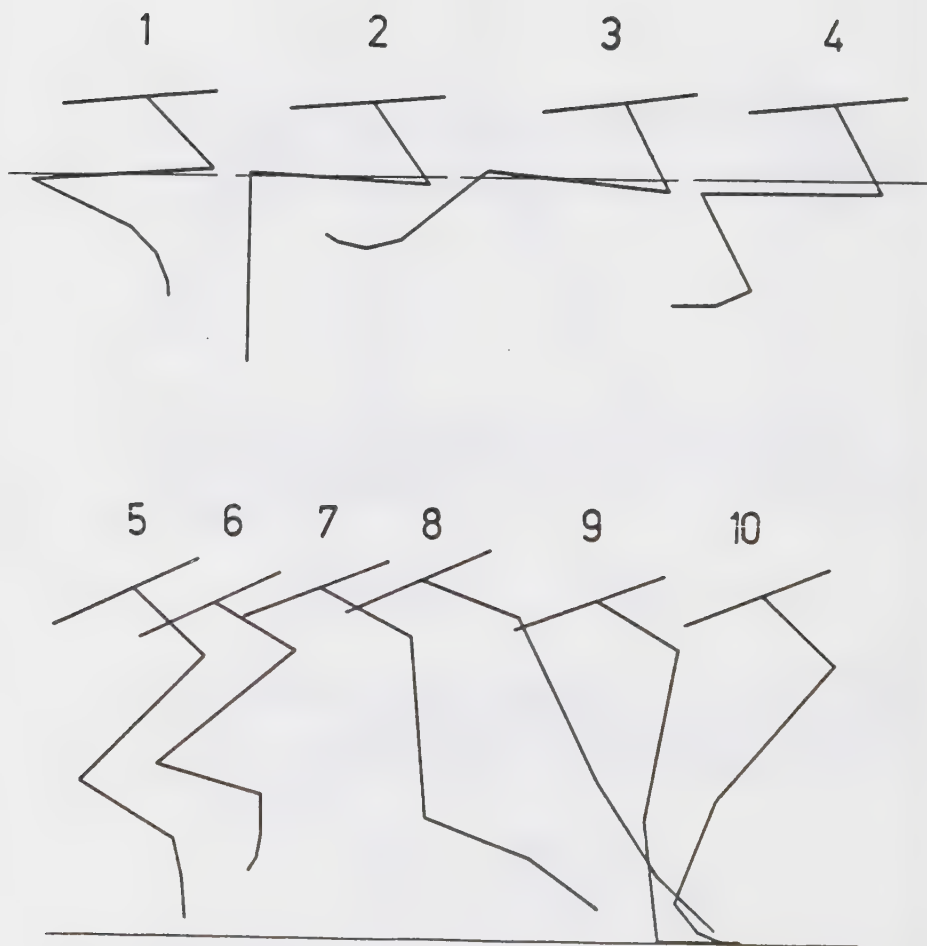
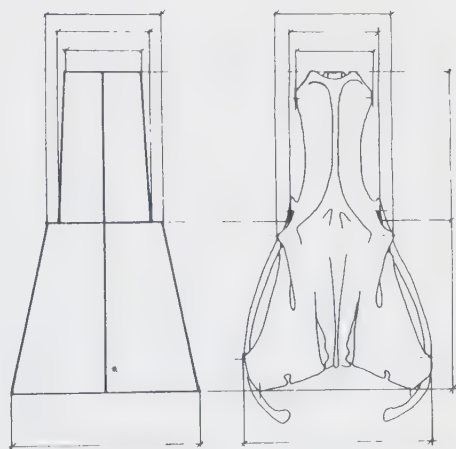
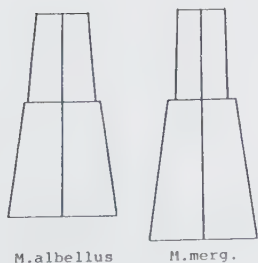
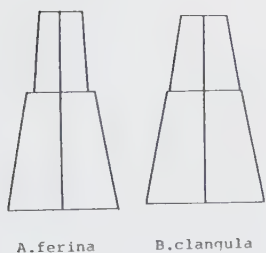
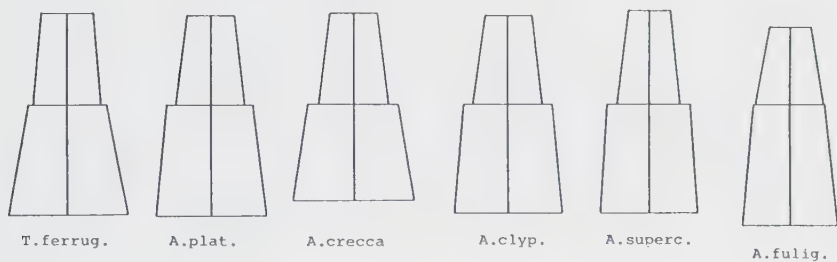
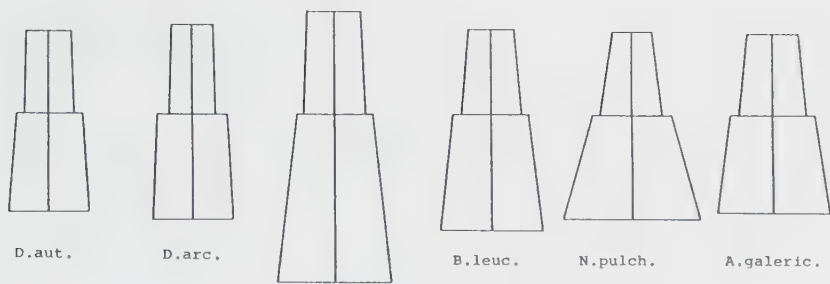


Abb. 12



Vermessungsschema

Curriculum vitae

von Heinz Rainer Schulin, geboren am 22. Juli 1952 in Berlepsch-
Ellerode (BRD).

- | | |
|-------------|---|
| 1961 - 1969 | Gymnasium Bad Sooden-Allendorf (BRD), Abitur |
| 1969 - 1971 | Biologiestudium an der Georg-August-Universität
Göttingen, Vordiplom I |
| 1971 - 1976 | Biologiestudium an der Universität Zürich,
Vordiplom II und Diplom, Hauptfach Zoologie |
| 1976 - 1979 | Assistent am Zoologischen Museum der Universität
Zürich |

Während meiner Studien an den Universitäten Göttingen und Zürich
besuchte ich Vorlesungen und Kurse folgender Dozenten:

Amelunxen, Ax, Bachofen, Biegert, Billeter, Birnstiel, Birukow,
Briegel, Bünsow, Burla, Chen, Christen, Claude, Ellenberg, Elsner,
Flammersfeld, Furrer, Galling, Haas, Hadorn, Heberer, Hediger,
Hilsch, Hohl, Humbel, Hunsberger, Jungen, Kägi, Károlyi, Klessin-
ger, Koch, Kubik, Kubli, Kuenzer, Kummer, Leuthardt, Lorenzen,
Nöthiger, Parish, Piepho, Pirson, Rast, Rensing, Richtering,
Tardent, Wagenitz, Walther, Wanner, Wehner, Weissmann, Wiessner,
Ziechmann, Ziswiler.

Die vorliegende Arbeit entstand unter der Leitung von Prof. Dr.
V. Ziswiler.

Gegenwärtig absolviere ich ein Zweitstudium in Forstwirtschaft
an der ETH Zürich.

